RESUMEN de la Tesis de Mónica Hernández Rodríguez presentada como requisito parcial para la obtención del grado de MAESTRO EN CIENCIAS en OCEANOLOGIA con opción en ECOLOGIA MARINA. Ensenada, Baja California, México. Septiembre de 1994.

TOLERANCIA TERMICA DEL LANGOSTINO *Macrobrachium tenellum* (CRUSTACEA : PALAEMONIDAE) DE BAJA CALIFORNIA SUR, MEXICO.

Resumen aprobado por

Dr. Luis Fernando Bückle Ramírez

En el transcurso de la investigación sobre la tolerancia térmica de *M. tenellum* se generó la información para construir el polígono de respuestas a la temperatura propuesto por Fry (1947) y modificado por Brett (1956).

El polígono se construyó con las temperaturas de aclimatación de 22, 25, 28 y 32 °C, el cual incluye a la zona de tolerancia donde están insertas las respectivas temperaturas preferidas, que se establecieron por los métodos gravitacional y agudo. De la intersección de la mediana de las temperaturas preferidas con la de igualdad se conoció el preferendum final de *M. tenellum* que fue de 28 °C (método agudo) y de 27 a 30.6 °C (método gravitacional).

Los límites de la zona de tolerancia fueron establecidos con base en las temperaturas de evitación inferior y superior (zona de preferencia térmica), con un mayor intervalo entre las temperaturas de aclimatación de 22 y 25 °C (14 y 12 °C), y menor en 28 y 32 °C (11 y 8.5 °C).

La temperatura letal incipiente superior (T.L.I.S.) del langostino para las temperaturas de aclimatación de 22, 25 28 y 32 °C fueron 35.4, 36.5, 37.5 y 38.4 °C respectivamente; estos valores señalan que la sobrevivencia de *M. tenellum* disminuye cuando se incrementa la temperatura de aclimatación.

La zona de resistencia del langostino se caracterizó con la temperatura crítica máxima (T.C.M.), evaluada con las respuestas de desorientación inicial y total; la respuesta que corresponde a la T.C.M. en *M. tenellum* fue la desorientación total caracterizada porque la actividad motora de los organismos se desorganiza. Las temperaturas que originaron estas respuestas también afectaron la temperatura preferida del langostino.

Las respuestas al estrés térmico ascendente (aumento de actividad, desorientación inicial y desorientación total) se correlacionaron con la temperatura de aclimatación, la mayor diferencia entre las temperaturas que originaron la respuesta con respecto a la de aclimatación se encontraron en 22 y 25 °C.

Las temperaturas críticas máximas de *M. tenellum* aclimatado a 22, 25, 28 y 32 °C fueron 37, 39, 40 y 43 °C respectivamente; la diferencia entre las temperaturas que originaron la respuesta y las de aclimatación fue mayor en los organismos aclimatados a 22 y 25 °C por lo tanto resultaron ser más resistentes que los de 28 y 32 °C, por consiguiente la T.C.M. es la medida de estrés térmico que marca el límite superior de la zona de resistencia.

Con la construcción del polígono térmico se conocieron la zona de tolerancia y resistencia de *M. tenellum*, así como el grado de euritermalidad y los efectos subletales basados en las respuestas de comportamiento a la temperatura.

El conocimiento del efecto de la temperatura sobre el comportamiento de *M. tenellum* es fundamental para cultivar la especie.

THERMIC TOLERANCE OF THE PRAWN *Macrobrachium tenellum* (CRUSTACEA:PALAEMONIDAE) FROM BAJA CALIFORNIA SUR, MEXICO.

ABSTRACT

In this of the investigation on the thermal tolerance of *M. tenellum* it was generated the information to build a polygon responses to the temperature proposed by Fry (1947) and modified by Brett (1956).

The polygon was built with the acclimation temperatures 22, 25, 28 and 32 °C, which includes the tolerance zone and the respective preferred temperatures, established by the methods gravitational and acute. Of the intercept of the median of the preferred temperatures with that of equality was known the final preferendum of *M. tenellum* that was 28 °C (acute method) and 27 to 30.6 °C (gravitational method).

The limits of the tolerance zone were established based on the high and low avoided temperatures (thermal preference zone), with a greater interval between the acclimation temperatures of 22 and 25 °C (14 and 12 °C), and smaller in 28 and 32 °C (11 and 8.5 °C).

The upper incipient lethal temperature (U.I.L.T.) of the prawn for the acclimation temperatures of 22, 25 28 and 32 °C were 35.4, 36.5, 37.5 and 38.4 °C respectively; these indicate that the survival of *M. tenellum* reduces when the acclimation temperature increased.

The resistance zone of the prawn was characterized with the critical thermal maximum (C.T.M.), evaluated with the initial and total disorientation responses; the response that corresponds to the C.T.M. in *M. tenellum* was the total disorientation characterized because the motor activity of the organisms is disorganized. The temperatures that originated these responses also affected the preferred temperature of the prawn.

Responses to the rising thermal stress (increase in activity, initial disorientation and total disorientation) were correlated with the acclimation temperature, the greater difference among the temperatures that originated response with respect to acclimation were found in 22 and 25 °C.

The critical thermal maximum of *M. tenellum* acclimated to 22, 25, 28 and 32 °C were 37, 39, 40 and 43 °C respectively; the difference among the temperatures that originated response and those of acclimation was greater in the organisms acclimated to 22 and 25 °C, therefore more resistant than those of 28 and 32 °C, consequently the C.T.M. is the measure of thermal stress that indicates the upper limit of the resistance zone.

With the construction of the thermal polygon were known the tolerance and resistance zone of *M. tenellum*, as well as the degree of eurythermality and the sublethal effects based on the behavior responses to the temperature.

The knowledge of the effect of the temperature on the behavior of *M. tenellum* is fundamental to cultivate the specie.

TESIS DEFENDIDA POR: MONICA HERNANDEZ RODRIGUEZ

Y APROBADA POR EL SIGUIENTE COMITE:

DR. LUIS FERNANDO BÜCKLE RAMIREZ.- Director del Comité

DR. FERNANDO DIAZ HERRERA.- Miembro del Comité

M. en C. JESUS IBARRA VILLASEÑOR.- Miembro del Comité

M. en C. BENJAMIN BARON SEVILLA.- Miembro del Comité

DR. MARCIAL LEONARDO LIZARRAGA PARTIDA.- Jefe Depto. Ecología

DR. LUIS EDUARDO CALDERON AGUILERA.- Director de Estudios de Posgrado

14 DE OCTUBRE DE 1994

CICESE

CICESE ACUICULTURA

CENTRO DE INVESTIGACION CIENTIFICA Y DE EDUCACION SUPERIOR DE ENSENADA

DIVISION DE OCEANOLOGIA

DEPARTAMENTO DE ACUICULTURA

TOLERANCIA TERMICA DEL LANGOSTINO *Macrobrachium tenellum* (CRUSTACEA : PALAEMONIDAE) DE BAJA CALIFORNIA SUR, MEXICO.

TESIS

que para cubrir parcialmente los requisitos necesarios para obtener el grado de

MAESTRO EN CIENCIAS

presenta

Biól. MONICA HERNANDEZ RODRIGUEZ

Ensenada, B.C., Octubre de 1994

DEDICATORIA

A mis padres María de los Angeles y Justo

por apoyarme siempre en mi superación personal. Gracias.

A mis tías y muy especialmente a Maty

por el constante apoyo y consejos.

A mis hermanos y sobrinas por sus pensamientos.

A mi mamá Luz por estar siempre presente en mi memoria.

AGRADECIMIENTOS

Quiero expresar mi más sincero agradecimiento al Dr. Luis Fernando Bückle Ramírez por la asesoría y apoyo, sobre todo por la gran amistad, confianza y paciencia en todo momento. Mil gracias.

Agradezco al Dr. Fernando Díaz Herrera todo el apoyo, recomendaciones y criticas que contribuyeron a mejorar esta investigación y sobre todo por la amistad que nos une.

Agradezco al M. en C. Jesús Ibarra Villaseñor por aceptar formar parte del comite examinador y por el tiempo dedicado en la revisión de este trabajo.

Al M. en C. Benjamín Barón Sevilla la ayuda en la realización de esta investigación y por sus acertadas recomendaciones.

A mis compañeros y amigos especialmente a Lupita, Luis Enrique, Alfredo, Siu, Iriana, Eduardo, Elisa, Leticia y Gabriel por el apoyo y consejos.

Agradezco al Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada el apoyo brindado a través del proyecto "Lineamientos ecofisiológicos para cultivar organismos marinos y dulceacuícolas de Baja California" (No. 623101).

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por el apoyo económico brindado a través del programa de becas.

A todos aquellos que de alguna manera contribuyeron en la culminación de esta investigación y en mi formación personal.

CONTENIDO

		Página
I.	INTRODUCCION	1
II.	ANTECEDENTES	8
II.1	Generalidades de los crustáceos	8
II.1.1	Termorregulación	9
II.1.2	Distribución y características de *Macrobrachium tenellum*	11
III.	OBJETIVOS	13
III.1	Objetivo general	13
III.2	Objetivos específicos	13
IV.	MATERIALES Y METODOS	14
IV.1	Localización del área de estudio	14
IV.2	Técnicas de recolecta y transporte de los organismos	14
IV.3	Mantenimiento y aclimatación	14
IV.4	Temperatura preferida y de evitación inferior y superior	17
IV.5	Temperatura letal incipiente superior (T.L.I.S.)	20
IV.6	Comportamiento térmico ascendente (temperatura crítica máxima, T.C.M.)	23
IV.7	Investigación de la temperatura crítica máxima (T.C.M.)	23
IV.8	Análisis estadístico	25

CONTENIDO (Continuación)

		Página
V.	RESULTADOS	27
V.1	Temperatura preferida y de evitación inferior y superior	27
V.2	Temperatura letal incipiente superior (T.L.I.S.)	37
V.3	Comportamiento térmico ascendente (temperatura crítica máxima, T.C.M.)	37
V.4	Punto térmico considerado como indicador de la temperatura crítica máxima	42
V.5	Polígono de las respuestas a la temperatura	45
VI.	DISCUSION	50
VI.1	Temperatura preferida y de evitación inferior y superior	50
VI.2	Temperatura letal incipiente superior (T.L.I.S.)	56
VI.3	Temperatura crítica máxima (T.C.M.)	57
VI.4	Polígono de las respuestas a la temperatura de *M. tenellum*	62
VII.	CONCLUSIONES	64
	LITERATURA CITADA	66

LISTA DE FIGURAS

Figura		Página
1	Esquema de las respuestas térmicas de un organismo poiquilotermo.	5
2	Distribución geográfica de *Macrobrachium tenellum.*	12
3	Zonas de muestreo en Mulegé, Baja California Sur (•).	15
4	Estanques de mantenimiento. A, aire; B, estanque; C, calentador; D, termocupla; E, regulador térmico; F, tuberia del agua; G, llave cerrada; H, llave abierta; I, tubería de vaciado; J, desagüe; K, tubo para división; L, tubo de entrada y salida de agua.	16
5	Esquema del gradiente. A, regulador térmico; B, termocupla; C, calentador; D, llave de control (cerrada); E, gradiente térmico; F, termómetros digitales; G, aireación; H, serpentín; I, caja reguladora; J, K, termostatos (enfriamiento); L, sección de calentamiento; M, sección de enfriamiento; N, nivel del agua; O, lámparas; P, piedras de aireación.	19
6	Esquema del sistema para medir las respuestas de estrés térmico ascendente en *Macrobrachium tenellum.* A, aireación; B, calentador; C, termómetro; D, nivel de agua.	24
7	Relación entre la temperatura preferida y la temperatura de aclimatación en *M. tenellum* durante un ciclo de 24 horas. Mediana (linea horizontal obscura) ± intervalo de confianza al 95% (zona sombreada).	30
8	Temperatura promedio en cada cámara durante 24 horas en el gradiente térmico. Temperaturas de evitación inferior (⋎) y superior (■) de *M. tenellum* (método gravitacional).	31
9	Relación entre la temperatura preferida y la de aclimatación en *M. tenellum* (método agudo). La zona sombreada corresponde al intervalo de temperaturas preferidas. La linea de 45 ° (pendiente = 1) representa el punto donde la temperatura preferida y la de aclimatación son iguales.	33
10	Temperatura promedio en cada cámara durante dos horas en el gradiente térmico (método agudo). Temperaturas de evitación inferior (⋎) y superior (■) de *Macrobrachium tenellum* aclimatado a 22y 25 °C.	35

LISTA DE FIGURAS (Continuación)

Figura		Página
10	(Continuación) Temperatura promedio en cada cámara durante dos horas en el gradiente térmico (método agudo). Temperaturas de evitación inferior (⋎) y superior (■) de *M. tenellum* aclimatado a 28 y 32 °C.	36
11	Tiempo medio de muerte y la temperatura letal. (⋎, T.L.I.S.), temperatura letal incipiente superior de *Macrobrachium tenellum* aclimatado a temperaturas de 22 y 25 ºC. (*), valor observado; (X), valor obtenido de la regresión.	38
11	(Continuación) Tiempo medio de muerte y la temperatura letal. (⋎, T.L.I.S.), temperatura letal incipiente superior de *M. tenellum* aclimatado a temperaturas de 28 y 32 ºC. (*), valor observado; (X), valor obtenido de la regresión.	39
12	Respuestas al estrés térmico ascendente en *Macrobrachium tenellum.* (□), aumento de actividad; (*), desorientación inicial; (+), desorientación total.	41
13	Relación entre la temperatura crítica máxima (desorientación total) y la temperatura de aclimatación en *M. tenellum.*	43
14	Porcentaje de sobrevivencia encontrado al observar las respuestas de desorientación inicial y total con respecto a la temperatura de aclimatación en *M. tenellum.* (*), desorientación inicial, (□), desorientación total.	44
15	Relación entre la temperatura preferida y de aclimatación en organismos calentados hasta observar la respuesta de desorientación inicial. La linea de 45 ° representa el punto donde la temperatura preferida y la de aclimatación son iguales.	47
16	Relación entre la temperatura preferida y de aclimatación en organismos calentados hasta observar la respuesta de desorientación total. La linea de 45 ° representa el punto donde la temperatura preferida y la de aclimatación son iguales.	48
17	Polígono de las respuestas a la temperatura en *Macrobrachium tenellum* aclimatado a diferentes temperaturas. T.C.M., temperatura crítica máxima (*); T.L.I.S., temperatura letal incipiente superior (o); temperatura preferida (+); temperatura de evitación superior (□) e inferior (Δ); preferendum final (⊞).	49

LISTA DE TABLAS

Tabla		Página
I	Composición del alimento balanceado (Tecno-Alen) proporcionado a *Macrobrachium tenellum*.	18
II	Temperaturas consideradas para los experimentos de la temperatura letal incipiente superior en cada una de las temperaturas de aclimatación.	22
III	Parámetros fisicoquímicos registrados en el sitio de recolecta.	28
IV	Parámetros fisicoquímicos registrados en los estanques durante el período de aclimatación. Promedio ± estándar.	29
V	Temperatura preferida para cada temperatura de aclimatación. Mediana (± error estándar), peso promedio (± error estándar) y número de organismos de *Macrobrachium tenellum*.	34
VI	Temperatura letal incipiente superior de *Macrobrachium tenellum* para cada temperatura de aclimatación. Peso promedio ± error estándar y coeficiente de determinación.	40
VII	Comparación de la desorientación inicial y desorientación total con respecto a la temperatura preferida.	46
VIII	Comparación del intervalo de temperatura preferida reportado para crustáceos con las encontradas en este trabajo.	53

TOLERANCIA TERMICA DEL LANGOSTINO *Macrobrachium tenellum* (CRUSTACEA : PALAEMONIDAE) DE BAJA CALIFORNIA SUR, MEXICO

I INTRODUCCION

Los efectos del ambiente sobre los organismos se han agrupado dentro de cinco categorías designadas como factores letales, controladores, limitantes, enmascaradores y directrices. El primer factor restringe el intervalo ambiental en el cual puede existir el organismo; más alla de éste límite el metabolismo es destruido. El segundo y tercer factor gobiernan la tasa metabólica. Los dos últimos son explotados por el organismo a través de la regulación orgánica para poder mantener su funcionamiento (Fry, 1947).

En relación a la tasa de reacción química, la temperatura es considerada como un factor controlador del estado de activación molecular, puede ser un factor letal que ocasiona la muerte de los organismos y también es directriz porque influye en el comportamiento y fisiología de los individuos.

Las adaptaciones fisiológicas de los animales a la temperatura se han clasificado en dos categorías; la primera se refiere al estado interno, donde la temperatura del cuerpo esta en función de la temperatura ambiente para tratar de mantener la temperatura relativamente constante, estos organismos son conformadores estrictos denominados poiquilotermos (peces, crustáceos y otros). Existen otros animales llamados homeotermos que tienden a mantener la temperatura corporal constante (homeostasis), para que los procesos bioquímicos y fisiológicos funcionen con la máxima eficiencia (Hutchison y Mannes, 1979).

La segunda categoría se refiere a la constancia o la variabilidad en la producción de energía. Muchos organismos poiquilotermos compensan el frío o el calor del cuerpo cambiando el metabolismo para funcionar en un amplio intervalo de temperaturas, en cambio

los homeotermos para que puedan mantener la temperatura del cuerpo casi constante, deben tener un mayor gasto de energía que les permita enfrentar las temperaturas ambientales y mantener una actividad relativamente constante (Prosser y Nelson, 1981).

Las respuestas adaptativas que permiten la actividad normal de un organismo en un intervalo térmico ambiental solo ocurren dentro de ciertos límites que son impuestos por el genotipo. Dentro de estos límites los organismos son capaces de aclimatarse (en el laboratorio) o de aclimatizarse (en la naturaleza) mediante mecanismos de compensación térmica que involucran procesos de tipo bioquímico, neuroendocrino y de comportamiento. Cuando los cambios en los factores ambientales sobrepasan los mecanismos de compensación, la regulación interna de un organismo y la actividad conductual fallan debido a que se inhiben varias funciones fisiológicas a diferentes niveles (Hoar, 1966). En los extremos térmicos, el sistema nervioso con frecuencia decae o se colapsa antes que otros sistemas y resulta en un debilitamiento conductual que ocurre antes de la inactivación de las proteínas (Friedlander *et al.* 1976; Prosser y Nelson, 1981).

La temperatura es un factor importante porque influye en el comportamiento de los organismos acuáticos, principalmente en los móviles, quienes reaccionan a las variaciones térmicas ambientales, evitando las temperaturas letales hasta encontrar temperaturas óptimas (Díaz, 1989). Los estudios del comportamiento termorregulatorio de los animales, realizados con diferentes temperaturas de aclimatación se han relacionado con los parámetros fisiológicos (consumo de oxígeno, excreción nitrogenada y otros) en un polígono, que se caracteriza por tener una zona de tolerancia y una de resistencia (Figura 1).

En la zona de tolerancia se encuentra la temperatura preferida y las temperaturas de evitación superior e inferior. La preferencia térmica y las respuestas de evitación (temperaturas que los animales frecuentan menos) permite a los organismos mantenerse en un intervalo térmico óptimo, en el cual la mayor parte de las funciones fisiológicas se

realizan con la máxima eficiencia (Reynolds, 1979; Giattina y Garton, 1982). Dentro de esta zona la sobrevivencia de los individuos no está limitada principalmente por la temperatura porque existen otros factores, como la salinidad y la disponibilidad de alimento, que pueden influir sobre esta respuesta.

El preferendum final o temperatura preferida fue definido por Fry (1947) en una expresión bipartida: "la temperatura alrededor de la cual todos los organismos se congregan al ser colocados en un gradiente de temperaturas, sin tomar en cuenta su historia térmica anterior" y "aquella donde la temperatura preferida es igual a la de aclimatación". Esta definición bipartida ha dado origen a dos métodos independientes para determinar el preferendum final. El método gravitacional, que se caracteriza porque los organismos aclimatizados (animales expuestos sólo a las variaciones térmicas del ambiente) se colocan en un gradiente de temperatura por tiempo prolongado (1 a 4 días), donde gradualmente se ubican en un intervalo estrecho de temperaturas. El método alternativo consiste en conocer el preferendum de temperatura agudo de organismos aclimatados en el laboratorio a diferentes temperaturas y expuestos a un gradiente térmico por períodos cortos de tiempo (2 ó 3 horas) donde se registra la ubicación de los animales. A través de estos puntos se puede gráficar una línea que al intersectar con la de igualdad señala que la temperatura de aclimatación es igual a la temperatura preferida o preferendum final (Figura 1). Estos métodos se han utilizado, discutido y comparado ampliamente por varios autores (Badenhuizen, 1967; Richards *et al.* 1977; Reynolds, 1978; Reynolds y Casterlin, 1979a; Díaz y Bückle, 1993).

La preferencia térmica es una respuesta característica de cada especie y puede ser modificada por factores tales como la edad, disponibilidad de alimento, estacionalidad, condición patológica, competencia inter o intraespecífica, calidad del agua e intensidad luminosa (McCauley y Casselman, 1981; Giattina y Garton, 1982).

Cuando en la zona de tolerancia se produce un cambio de temperatura, se genera en los animales una alteración rápida, directa y proporcional a la velocidad de respuesta de sus procesos fisiológicos causado por el ajuste de las enzimas y sus sustratos. En las temperaturas que están fuera del óptimo térmico, las funciones biológicas de los organismos se retardan o inhiben, porque algunos procesos como el metabolismo de rutina, el trabajo cardíaco, la reproducción, la velocidad de natación y particularmente el crecimiento tienen un óptimo de temperatura funcional (Jobling, 1981; Kellog y Gift, 1983).

A continuación de la zona de tolerancia está el área de resistencia (Figura 1), que se caracteriza por la interacción entre la temperatura y el tiempo de exposición de los animales a ella. El límite superior e inferior de esta zona esta representado por la temperatura crítica máxima y mínima (T.C.M.), las cuales constituyen una medida de resistencia térmica de los invertebrados y vertebrados poiquilotermos. El método para conocer la temperatura crítica máxima o mínima fue introducido y definido por Cowles y Bogert (1944), modificado por Lowe y Vance (1955) para incluir la variación estadística dentro de las muestras y ratificado para la estandarización por Hutchison (1961). El concepto de la temperatura crítica máxima fue estructurado por Cox (1974) quien la define como la media aritmética de los puntos térmicos en los cuales la actividad locomotora comienza a desorganizarse y los organismos pierden la habilidad de escapar de las condiciones que los llevarán rápidamente a la muerte cuando son calentados o enfriados desde una temperatura previa de aclimatación. El proceso implica el enfriamiento o calentamiento del agua a una tasa constante de 1 °C / min para permitir que la temperatura del cuerpo se acople a las temperaturas de prueba del medio sin que se produzca un retraso; cuando los organismos pierden el equilibrio o se observan espasmos musculares finaliza la prueba.

Se ha sugerido que la muerte por efecto del calor se produce en los animales por el mal funcionamiento del sistema nervioso debido a la desnaturalización de proteínas,

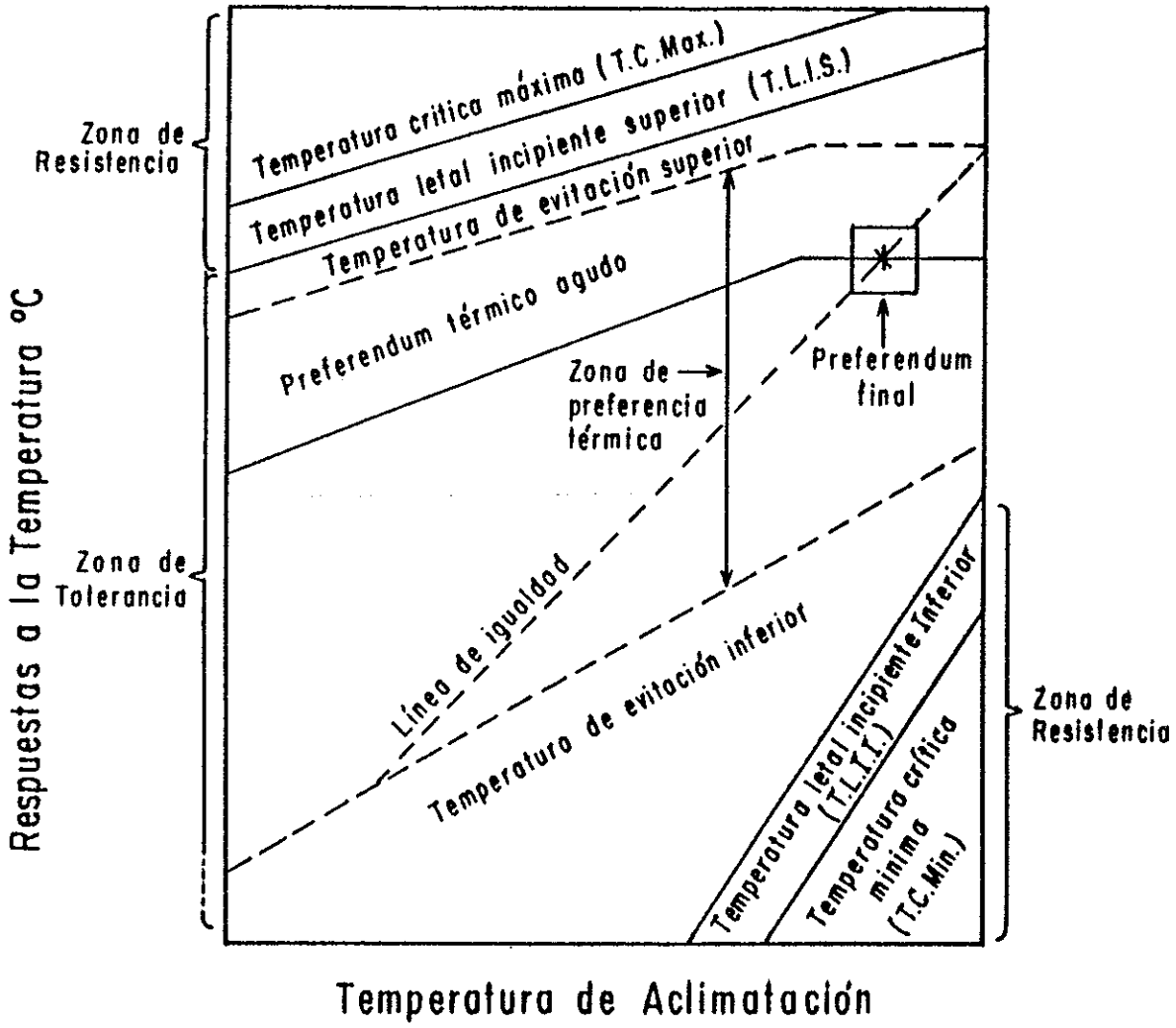

Figura 1. Esquema de las respuestas térmicas de un organismo poiquilotermo.

desorganización de los lípidos, cambios en la distribución del agua corporal y de los electrolitos y el desarrollo de materiales tóxicos como factores que conducen a la muerte celular y por ende a una pérdida de los reflejos indispensables, como los que controlan el ritmo cardíaco o el respiratorio (Hoar, 1966).

La zona de tolerancia y resistencia térmica del polígono están separadas por la temperatura letal incipiente inferior (T.L.I.I.) y por la temperatura letal incipiente superior (T.L.I.S.), las cuales representan la temperatura letal media (Tl50 o Tlm), que se define como un suceso en el cual el 50% de una población teóricamente sobrevive en sentido fisiológico y ecológico indefinidamente (Brett, 1956; Fry, 1964; Reynolds y Casterlin, 1979; Prosser y Nelson, 1981). Las temperaturas letal incipiente inferior y superior son medidas de resistencia térmica que se conocen al exponer a los organismos a un cambio abrupto de temperaturas que se mantienen constantes hasta que ocurre el 50% de mortalidad. Estas se miden experimentalmente con organismos aclimatados e involucran tiempo y temperatura como las principales variables de prueba y el punto final de este tipo de ensayos es la muerte del organismo (Becker y Genoway, 1979).

La temperatura letal incipiente inferior y superior ejercen un efecto limitante en la distribución geográfica de los organismos para su permanencia en los confines de ríos, lagos, corrientes o estratos del océano, sin embargo, un cambio de temperatura ambiental puede disminuir o ampliar estos límites (Brett, 1956).

La importancia que tiene conocer el comportamiento termorregulador de un organismo con base en los lineamientos del polígono de Fry (1947) y Brett (1956) es que ayuda a visualizar la conducta del animal a los cambios de temperatura y aplicar los resultados a las prácticas de cultivo porque permite señalar los límites y el intervalo óptimo de temperaturas de la especie. Asimismo, para comprender el potencial ecológico de los crustáceos y su interacción con el ambiente en relación a su capacidad de respuesta, es

indispensable complementar estos estudios con investigaciones a nivel genético e incluso bioquímico que permitan esclarecer las incógnitas que aún existen.

En términos generales la termorregulación se describe como la capacidad que tiene un organismo para preferir, tolerar, evitar y resistir un intervalo de temperaturas.

II ANTECEDENTES

II.1 Generalidades

Los estudios del efecto que generan los cambios de temperatura debidos a las descargas de plantas termoeléctricas, o por el calentamiento artificial de un ecosistema acuático por el efecto de la deforestación, construcción de represas o modificación en el flujo del agua han impulsado las investigaciones del comportamiento termorregulador de los organismos (Giattina y Garton, 1982).

Existe una relación entre el ambiente y la respuesta fisiológica de los crustáceos marinos y dulceacuícolas que determina la sobrevivencia bajo ciertos límites de tolerancia establecidos genéticamente. De esta manera, los crustáceos como otros animales poiquilotermos, pueden vivir en condiciones térmicas constantes y también en ambientes con fluctuaciones de temperatura. Es así que, durante los procesos de radiación adaptativa, los crustáceos han ocupado diversos hábitat y son el grupo de organismos en los que se han realizado una gran variedad de estudios a nivel fisiológico. En el curso de las adaptaciones a los cambios de la temperatura, se han distinguido tres fases: **1**) respuestas inmediatas, tales como reacciones de tipo shock sobre el funcionamiento fisiológico de los organismos, las cuales comienzan segundos o minutos después de un cambio significativo en el ambiente y no constituyen una parte integral de los subsecuentes procesos de aclimatación; **2**) los procesos de estabilización, que se inician con disminuciones funcionales fluctuantes para finalizar con un nuevo estado estable; y **3**) el funcionamiento normal del nuevo estado estable (Kinne,1967).

II.1.1 Termorregulación

En diferentes especies colocadas en un gradiente de temperatura se ha demostrado que prefieren una región térmica particular (temperatura preferida) en la cual son menos activos, porque les permite ahorrar energía en el gasto metabólico (Hoar, 1966) que puede ser canalizada a crecimiento, reproducción y otros. A este respecto los estudios se han realizado a partir de condiciones experimentales conocidas que demuestran la relación de la temperatura de aclimatación con las respuestas del comportamiento termorregulatorio.

En el cangrejo de río *Procambarus clarkii*, se reporta que la aclimatación causa un ajuste en la temperatura letal (White, 1983) y en *Astacus astacus* modifica la temperatura en la cual realiza su actividad óptima (Kivivouri, 1983) y además, cuando se coloca en un gradiente térmico, los organismos seleccionan activamente un intervalo de temperaturas preferidas (Taylor, 1984). Es evidente que existen mecanismos que permiten a los animales modificar su comportamiento como una respuesta a los cambios de calor.

En otros trabajos, también se ha considerado el tiempo de aclimatación que requieren los organismos para medir este tipo de respuestas; por ejemplo en experimentos donde los acociles fueron expuestos a cambios de temperatura de 4 a 23 °C el tiempo de aclimatación fue menos de 24 horas (Spoor, 1955). Con los cangrejos, *Hemigrapsus nudus* y *H. oregonensis*, se ha demostrado que pueden recobrar su tolerancia a altas temperaturas en menos de una semana después de estar a bajas temperaturas (Todd y Dehnel, 1960). En la langosta americana *Homarus americanus* previamente mantenida a 14.5 °C y transferida a 23 °C en un período de 1 a 31 días, se observó que la aclimatación térmica comienza después del período latente de 10 días y se completa alrededor de los 22 (McLeese, 1956).

Los estudios del comportamiento termorregulador frente a estímulos térmicos han demostrado que existen respuestas locomotoras en los crustáceos decápodos, tal es el caso

de *Orconectes virilis* (Fast y Momot, 1973); *O. obscurus* (Hall *et al.* 1978; Mathur *et al.* 1982); *O. immunis* (Crawshaw, 1974, 1983); *Palaemonetes vulgaris* (Casterlin y Reynolds, 1979); *P. kadiakensis* (Nelson y Hooper, 1982); *Procambarus spiculifer* (Taylor, 1984, 1990); *P. clarkii* (Taylor, 1984; Espina *et al.* 1993); *Cambarus latimanus* (Taylor, 1984); *Homarus americanus* (Reynolds y Casterlin, 1979a); *Penaeus duorarum* (Reynolds y Casterlin, 1979c); *Panulirus argus* (Reynolds y Casterlin, 1979d); *Macrobrachium rosenbergii* (Díaz y Bückle, 1993) y en el cangrejo ermitaño *Clibanarius erythropus* (Taylor, 1984).

La amplia literatura referente a la temperatura preferida esta enfocada en su mayoría a peces (Coutant, 1977), la cual excede a 100 especies en las que se encuentra *Carassius auratus* y *Lepomis macrochirus* (Reynolds y Casterlin, 1979), *Notropis pilsbryi*, *Perca flavescens*, *Salmo gairdneri*, *S. trutta*, y *Salvelinus fontinalis* (Cherry *et al.* 1975), mientras que para decápodos dulceacuícolas y marinos son muy pocos.

La temperatura letal incipiente superior (T.L.I.S.) e inferior (T.L.I.I.) y la temperatura crítica máxima y mínima (T.C.M.) medidas de resistencia térmica de los organismos fueron originadas independientemente con los estudios de Fry *et al.* (1946), Fry (1947) y Brett (1944, 1956). Trabajos relacionados con la tolerancia a la temperatura en crustáceos se han reportado en *Homarus americanus* (McLeese, 1956); *Macrobrachium rosenbergii* (Uno *et al.* 1975); *Penaeus brasiliensis* (Criales y Chung, 1980); *Palaemonetes kadiakensis* (Nelson y Hooper, 1982) y en *Procambarus clarkii* (Díaz *et al.* en proceso).

Los cambios de la temperatura expresados como alteraciones y variaciones de los límites letales afectan a la temperatura preferida, competencia intra e interespecífica, comportamiento, orientación, ritmos biológicos y cambios cuantitativos en las sustancias biológicamente importantes (Kinne, 1967).

II.1.2 Distribución y características de *Macrobrachium tenellum*.

Los langostinos o camarones de río del género *Macrobrachium*, habitan las aguas continentales tanto dulces como salobres de las regiones intertropicales. En México se han registrado a la fecha un total de 12 especies nativas y una especie introducida, el langostino malayo *Macrobrachium rosenbergii* utilizado con fines de cultivo a nivel comercial (Villalobos *et al.* 1982). De las especies nativas, sólo cuatro son explotadas comercialmente a nivel nacional; "la acamaya" *M. acanthurus* y "la pigua" *M. carcinus* que viven en ríos y lagunas costeras del golfo de México. El camarón de río *M. americanum* y el langostino *M. tenellum* en las costas del Pacífico (Cabrera *et al.*, 1977; Villalobos *et al.*, 1982).

M. tenellum tiene una amplia distribución geográfica continental en la costa del Pacífico (Figura 2), desde Mulegé en la parte media y oriental de la Península de Baja California (27° de latitud norte) hasta el extremo sur y desde Yavaros, Sonora (26°45' de latitud norte) en México hasta el río Chira, al norte de Perú (5° latitud sur) (Guzmán, 1987).

El langostino *M. tenellum* tiene una gran capacidad de adaptación a diversos ambientes, se le encuentra tanto en sistemas lagunares-estuarinos como en ríos, lo que refleja una plasticidad fisiológica característica para cada uno de estos ambientes.

M. tenellum tiene un rostro bien desarrollado, curvado hacia arriba con el borde superior proximal convexo dentado y la región distal es recta o cóncava; un diente rostral superior detrás del margen posterior de la órbita; abdomen con pleura con un margen claro y una punta media; segundo par de pereiópodos muy grandes notable en machos adultos y quelas con pubescencias aterciopeladas (Guzmán, 1987).

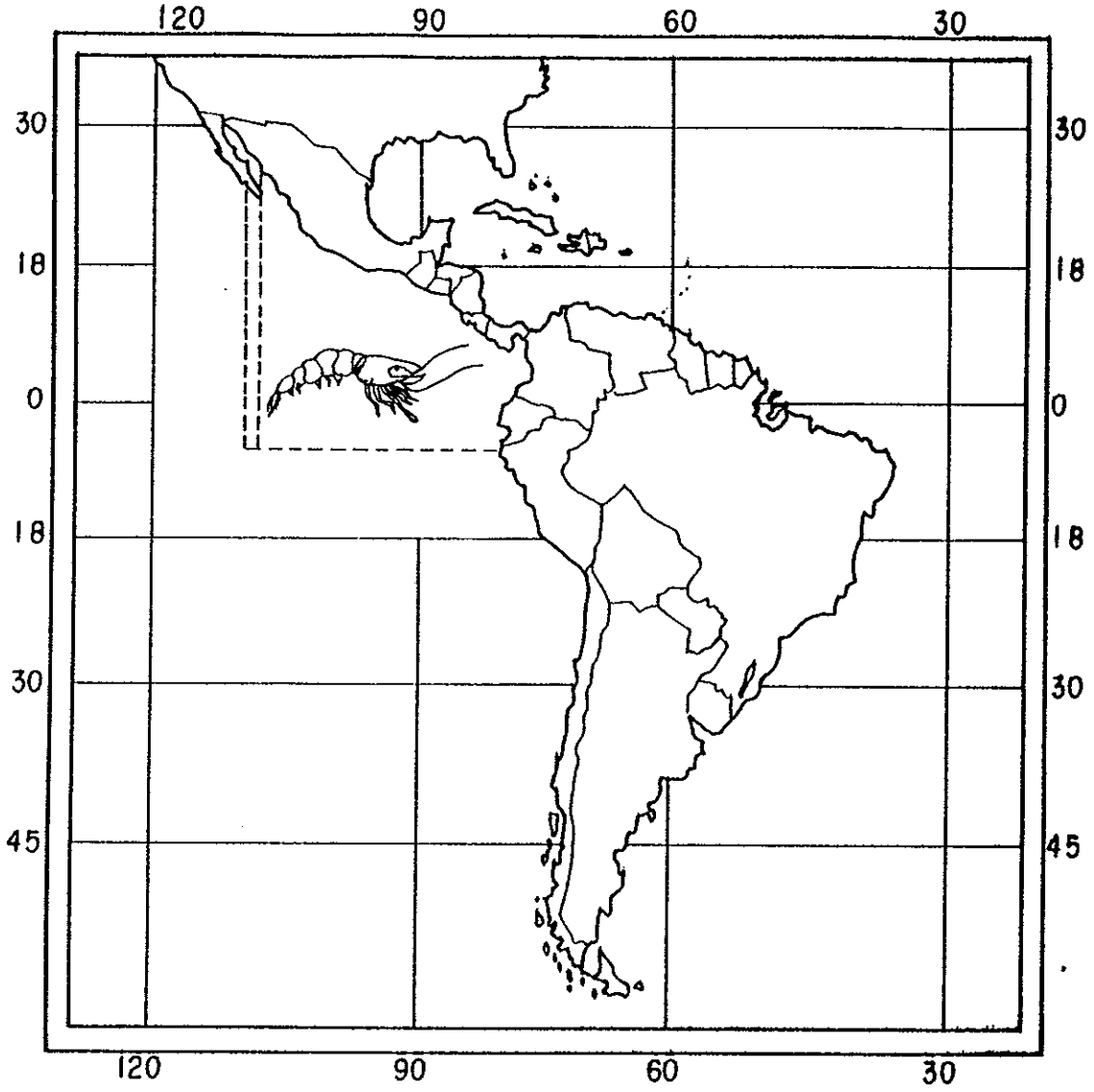

Figura 2. Distribución geográfica de *Macrobrachium tenellum*

III OBJETIVOS

III.1 Objetivo general

Conocer el comportamiento térmico de *Macrobrachium tenellum.*

III.2 Objetivos específicos

- Conocer la temperatura preferida y las de evitación inferior y superior del langostino.
- Señalar los límites de la temperatura letal incipiente superior (T.L.I.S.) de *M. tenellum.*
- Definir las respuestas de estrés térmico ascendente (temperatura crítica máxima, T.C.M.).
- Caracterizar el ambiente térmico que necesita *M. tenellum* para ser cultivado intensivamente.

IV MATERIALES Y METODOS

IV.1 Localización del área de estudio.

Los organismos utilizados en este estudio fueron recolectados en la localidad de Mulegé, en Baja California Sur, localizada a los 26°54.19' latitud norte y 112° longitud oeste (Figura 3), la cual corresponde al límite norte de la distribución de la especie.

IV.2 Técnicas de recolecta y transporte de los organismos.

Durante 1993 - 94 se capturaron los langostinos *Macrobrachium tenellum* con un intervalo en peso de 2.5 a 6.0 g, con una atarraya de 2 metros de largo y apertura de malla de 1 pulgada (2.5 cm). En la zona de recolecta se registraron los parámetros fisicoquímicos: la salinidad (Labcomp modelo SCT-100), la temperatura con un termógrafo (RYAN-Kahlsico modelo 202WA560), la concentración de oxígeno (Oxímetro YSI modelo 50B), la humedad relativa (higrómetro), la dureza (método de titulación EDTA) y la alcalinidad (procedimiento No. 517 Orion).

Los langostinos fueron mantenidos en jaulas sumergidas en el agua, posteriormente, se transportaron al laboratorio en bolsas de polietileno con agua del medio a las cuales se les inyectó oxígeno puro para conservarles una atmósfera saturada.

IV.3 Mantenimiento y aclimatación.

Una vez en el laboratorio, los animales se pusieron en cuatro estanques de 500 litros cada uno (Figura 4) a la temperatura que fueron recolectados, posteriormente fueron

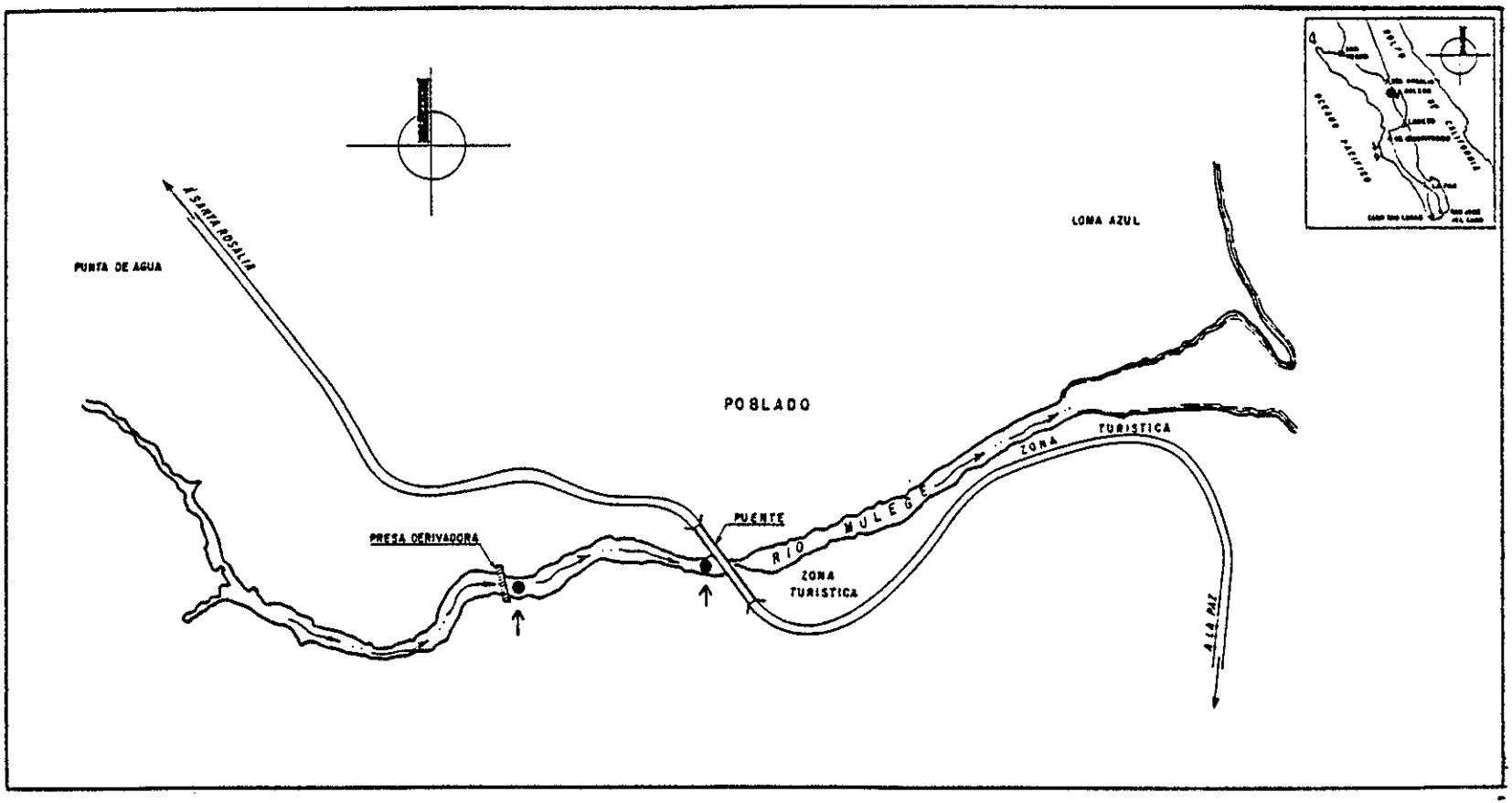

Figura 3. Zonas de muestreo en Mulegé, Baja California Sur (●).

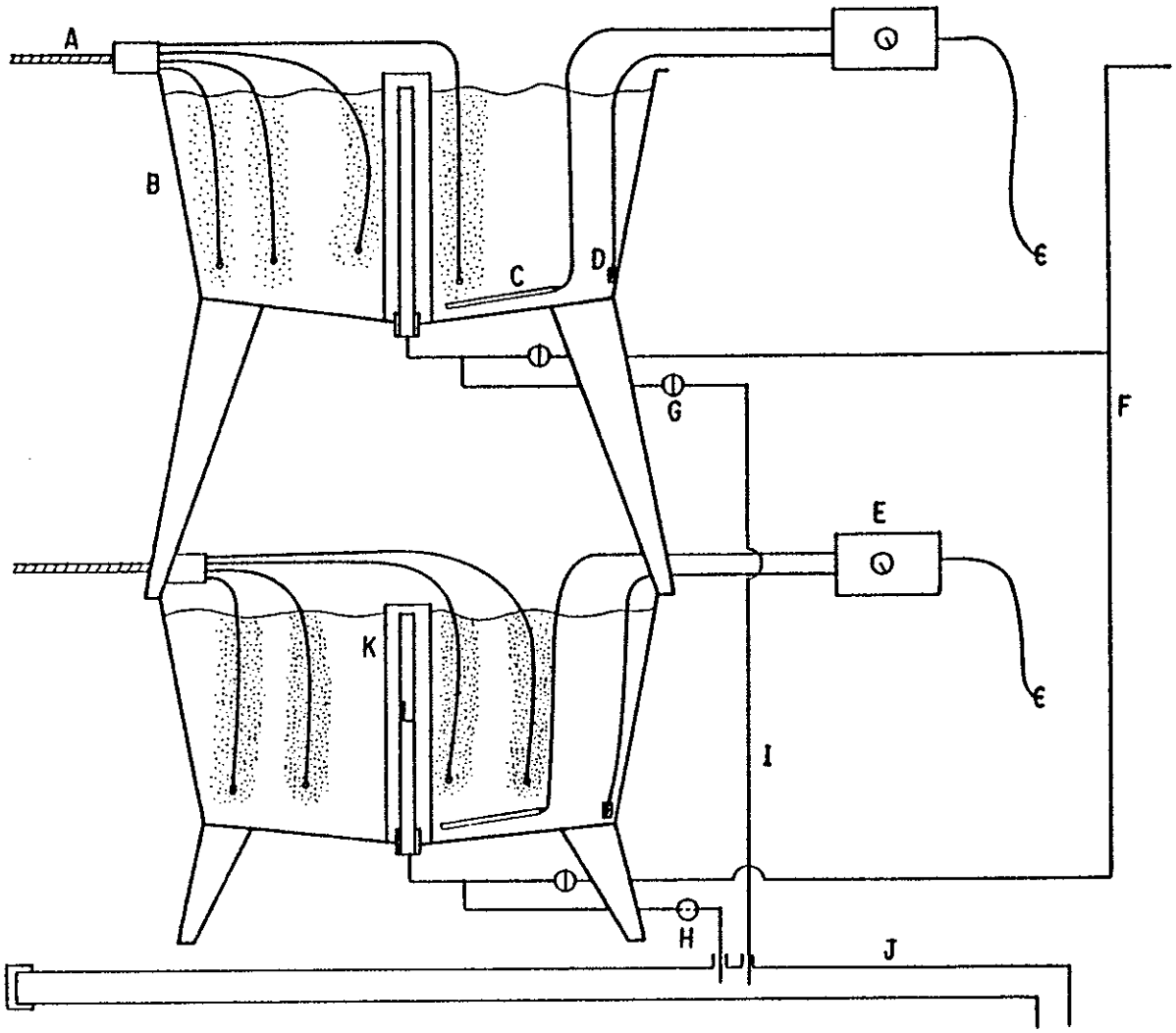

Figura 4. Estanques de mantenimiento. A, aire; B, estanque; C, calentador; D, termocupla; E, regulador térmico; F, tubería del agua; G, llave cerrada; H, llave abierta; I, tubería de vaciado; J, desagüe; K, tubo para división; L, tubo de entrada y salida de agua.

aclimatados a cuatro temperaturas 22, 25, 28 y 32 °C ± 0.5 °C y se les proporcionó alimento (aproximadamente 8 g / día) balanceado diseñado para langostino (Tabla I). Posteriormente, 680 organismos fueron aclimatados a cuatro temperaturas 22, 25, 28 y 32 °C ± 0.5 °C.

IV.4 Temperatura preferida y de evitación inferior y superior.

Los experimentos relacionados con la temperatura preferida se realizaron con dos métodos, el gravitacional y el agudo. Para estos métodos se empleo un gradiente horizontal constituido con un tubo de PVC de 310 cm de largo y 20 cm de diámetro con 15 cámaras o subdivisiones virtuales de 20 cm cada una; el interior del gradiente estaba cubierto con una malla de hule a manera de sustrato y la profundidad del agua fue de aproximadamente 10 cm. En un extremo del tubo, el agua fue calentada con una resistencia de 1000 watts y en la cámara opuesta el agua fría fue bombeada desde un termorregulador de flujo constante (Neslab RTE-220) de tal forma que se generó un gradiente de temperatura con un intervalo de 10 a 40 °C. En cada cámara se colocó una piedra de aireación para evitar la estratificación de la columna de agua y mantener una concentración de oxígeno de 6.5 a 10 ppm en el gradiente (Figura 5).

Para el experimento con el método gravitacional, se colocaron 15 organismos marcados con un intervalo de peso húmedo de 2 a 6 gramos, en la cámara que tenía la temperatura de recolecta, donde permanecieron en estudio por 24 horas. Durante este período se registraron cada hora la temperatura y la posición de los animales; en el laboratorio se simuló el ciclo día-noche (14/10) con un período de transición gradual entre ambos de 30 minutos. Por este método el organismo tiende a ubicarse en una región del gradiente donde se encuentra la temperatura preferida.

Tabla I. Composición del alimento balanceado (Tecno-Alen) proporcionado a *Macrobrachium tenellum.*

Composición (Peso Seco)	**Mínimo (%)**	**Máximo (%)**
Proteína animal	17.0	18.0
Proteína vegetal	16.5	18.0
Lípidos	9.0	10.0
Carbohidratos	35.0	38.0
Cenizas	-----	5.5
Fibra	9.0	10.0
Kcal / gr	4.0	4.8

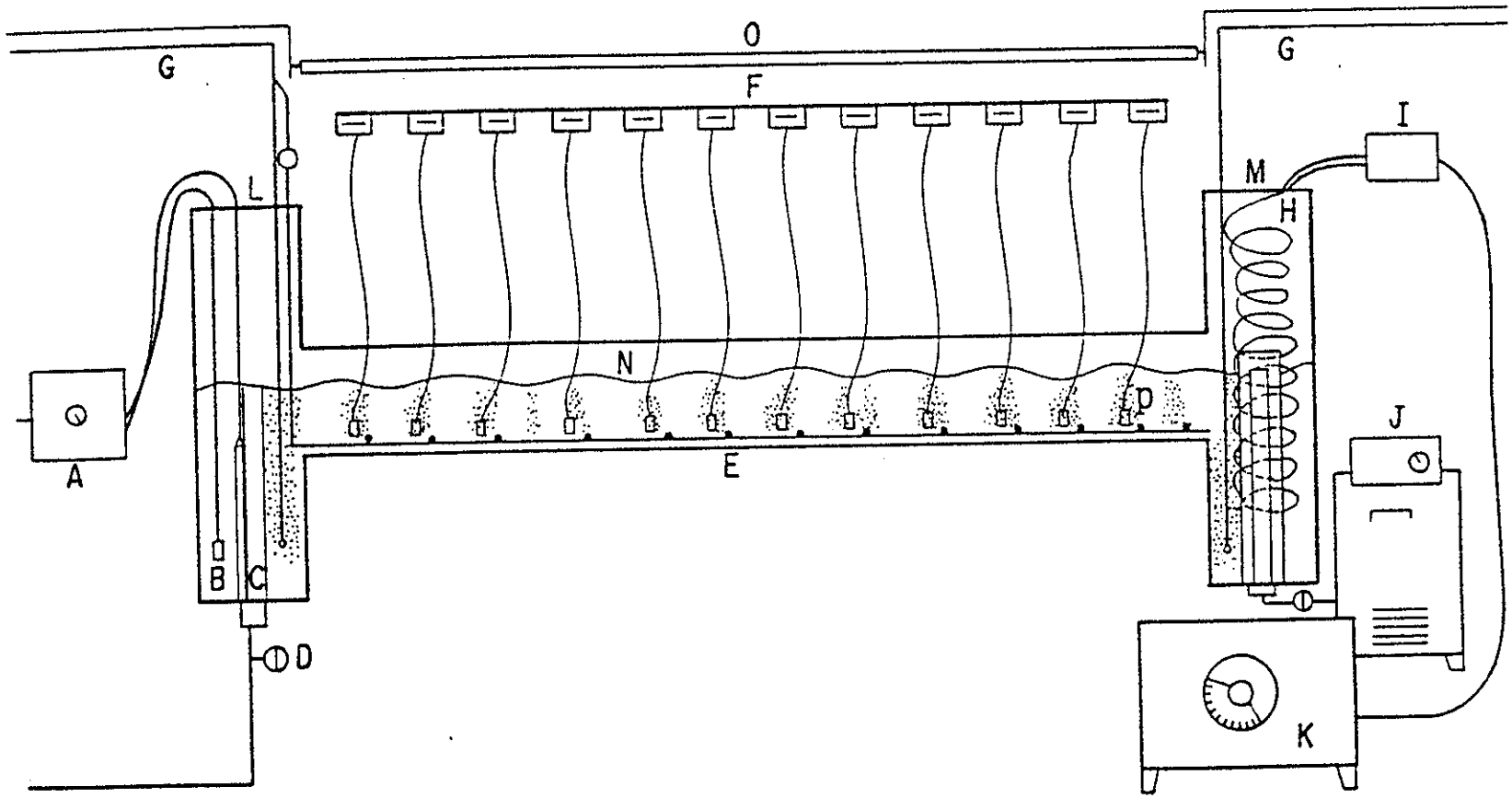

Figura 5. Esquema del gradiente. A, regulador térmico; B, termocupla; C, calentador; D, llave de control (cerrada); E, gradiente térmico; F, termómetros digitales; G, aireación; H, serpentín; I, caja reguladora; J, K, termostatos (enfriamiento); L, sección de enfriamiento; M, sección de calentamiento; N, nivel del agua; O, lámparas; P, piedras de aireación.

En el caso del método agudo se utilizaron cuatro temperaturas de aclimatación 22, 25, 28 y 32°C ± 0.5 °C, elegidas con base en el estudio climatológico realizado por Miranda *et al.* (1991). Se colocaron 130 organismos durante 21 días en los estanques de mantenimiento a las temperaturas respectivas. Se consideró este tiempo de aclimatación porque se ha demostrado con diferentes especies de crustáceos que al ser transferidos de bajas a altas temperaturas se requieren solamente tres días de aclimatación; en cambio cuando son transferidos de altas a bajas temperaturas el tiempo aumenta de cinco a cuarenta y cinco días o más según sea la especie y la magnitud del cambio de temperatura (Lowe y Heath, 1969; Chung, 1977; Criales y Chung, 1980; Prosser y Nelson, 1981). Se colocaron a los organismos en la cámara que tenía la temperatura de aclimatación, cada diez minutos durante dos horas se registró su posición y la temperatura en la que se encontraban. Este experimento se repitió hasta sumar 20 organismos por cada condición de aclimatación y todos los animales utilizados tuvieron un peso promedio de 4.13 ± 0.34 gramos. Una vez finalizados los experimentos se pudo conocer el intervalo de temperatura que los organismos eligieron con más frecuencia y las temperaturas inferior y superior que evitaron activamente las que se conocieron con la frecuencia relativa. Para el procesamiento de los datos sólo se tomó en cuenta la segunda hora de lecturas debido a que al iniciar el experimento, los primeros registros de la ubicación de los organismos, se encontraron influenciados por el estrés ocasionado por la manipulación y el preferendum final resultó del valor de la mediana que fue interceptada por la línea de igualdad (Hall *et al.* 1978)

IV.5 Temperatura letal incipiente superior (T.L.I.S.)

Para estudiar la temperatura letal incipiente superior (T.L.I.S.) se consideró la recomendación de Kilgour *et al.* (1985) en el sentido de incluir en estos experimentos, como

parte del intervalo térmico a la temperatura crítica máxima (T.C.M.) a la que se le sumó 1.5 °C y se le restó tres veces 1.5 °C, de tal forma que resultaron cinco temperaturas de prueba por cada temperatura de aclimatación (Tabla II). Se utilizaron cinco acuarios de 56 litros de capacidad en los cuales hubo un flujo continuo de agua de 75 ml cada diez minutos, de tal forma que el volumen total se recambió dos veces en 24 horas; la aireación fue constante y los calentadores de inmersión de 1000 watts estuvieron conectados a un termostato, calibrado con el flujo continuo de agua para mantener las temperaturas de prueba constantes. En cada acuario se colocaron de nueve a diez organismos los que se mantuvieron por 72 horas. Se anotó el tiempo cuando se introducían los animales así como el momento en que se producía la muerte del animal. La temperatura en la que se obtuvo el 50% de sobrevivencia se consideró como la temperatura letal media (Tlm o Tl50) y todos los organismos fueron extraídos y pesados en una balanza granataria de triple barra Ohaus con capacidad de 2610 g y una precisión de 0.01 g. Los organismos utilizados tuvieron un peso promedio de 2.85 ± 0.26 gramos, para que los datos pudieran ser comparados.

Para conocer la temperatura letal incipiente superior (T.L.I.S.) de *M. tenellum* en las diferentes temperaturas de aclimatación, se calculó la tasa de morticidad (predice el efecto letal acumulativo) mediante la fórmula

$$\mathbf{m\,(t) = 1 / t} \qquad \mathbf{1}$$

donde m (t) fue la tasa de morticidad y t es el tiempo en el cual ocurrió la muerte de los organismos a cada temperatura de prueba. Estos datos se transformaron con raíz cuadrada (Kilgour *et al.* 1985). Posteriormente se aplicó una regresión a la tasa de morticidad transformada y a la temperatura de prueba. Se consideró la T.L.I.S. a la temperatura que resultó de la extrapolación a cero tasa de morticidad.

Tabla II. Temperaturas consideradas para los experimentos de la temperatura letal incipiente superior en cada una de las temperaturas de aclimatación.

	Temperatura de Aclimatación (°C)			
	22	25	28	32
	32.6	34.1	35.8	36.8
Temperatura	34.1	35.6	37.3	38.3
de los	35.6	37.1	38.8	39.8
Acuarios (°C)	37.1*	38.6*	40.3*	41.3*
	38.6	40.1	41.8	42.8

* temperatura crítica máxima (T.C.M.)

IV.6 Comportamiento térmico ascendente (temperatura crítica máxima, T.C.M.).

Como respuestas al estrés térmico ascendente se consideraron de acuerdo al criterio de Nelson y Hooper (1982) el aumento de actividad (A.A.) caracterizado por la natación activa, la desorientación inicial (D.I.) cuando los organismos brincan repentinamente y pierden el equilibrio por primera vez y la desorientación total (D.T.) al perder totalmente el equilibrio y la verticalidad. Para este objetivo, se utilizó un acuario y un calentador de 1000 watts sujeto a una piedra de aireación del mismo tamaño que el calentador para que no se formaran celdas de convección y el calor se difundiera homogéneamente (Figura 6). Con el agua a la misma temperatura de origen se colocaron 15 organismos marcados con un peso promedio de 5.77 ± 0.41 gramos, que permanecieron 20 minutos en esas condiciones para eliminar el efecto de la manipulación. Posteriormente, se elevó la temperatura 1 °C / min para evitar un retraso significativo de la temperatura interna del cuerpo con respecto a la del medio (Criales y Chung, 1980) y se anotó la temperatura en que se observaron las respuestas.

IV.7 Investigación de la temperatura crítica máxima.

Para conocer la respuesta que caracteriza a la temperatura crítica máxima primero se tuvo que observar y registrar la conducta de desorientación inicial y total como en el punto IV.6 que señaló el momento en que se alcanzó la temperatura crítica máxima, porque algunos autores consideran, dependiendo de la especie, que la desorientación inicial o la desorientación total de los animales pueden ser el punto final de este comportamiento. Posteriormente, los animales fueron transferidos rápidamente al gradiente térmico y

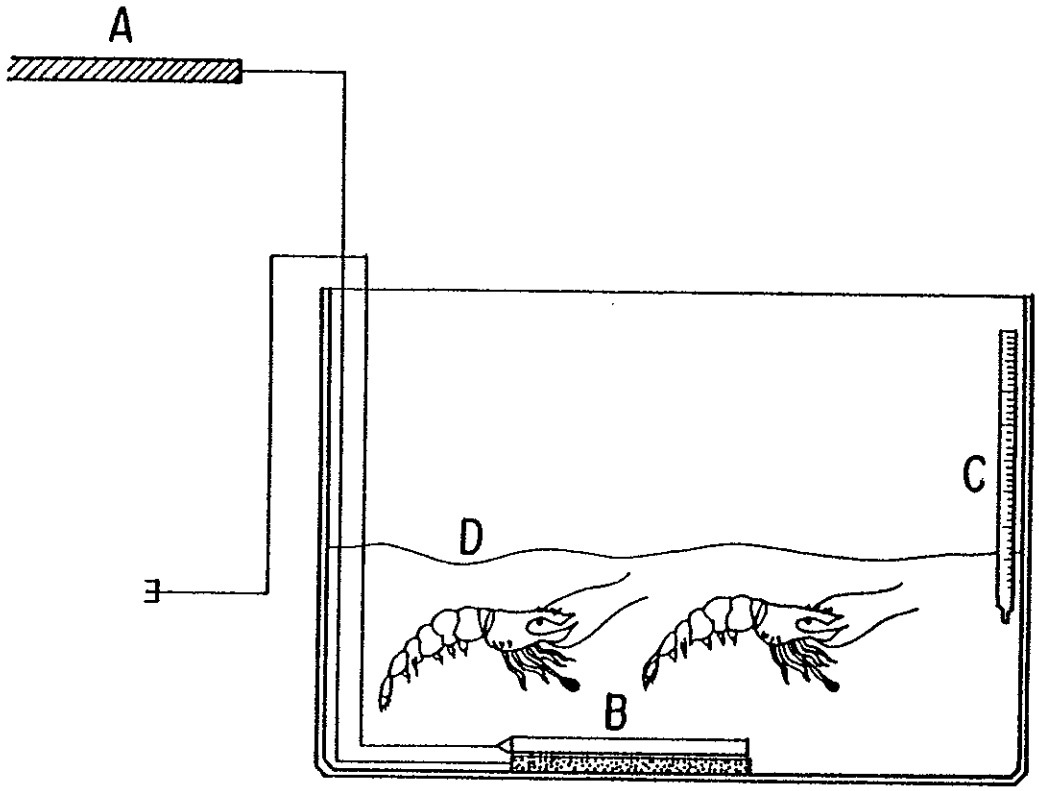

Figura 6. Esquema del sistema para medir las respuestas de estrés térmico ascendente en *Macrobrachium tenellum*. A, aireación; B, calentador; C, termómetro; D, nivel de agua.

colocados en la cámara que tenía un grado centígrado menos que la temperatura en la que se observó la respuesta. Durante el tiempo que los organismo permanecieron en el gradiente, se registraron la temperatura y la posición individual cada 10 minutos para conocer como las respuestas de desorientación inicial y total afectaron la temperatura preferida de los organismos al compararlas con las obtenidas en animales normales.

IV.8 Análisis estadístico

Los datos generados en todos los experimentos fueron procesados con los programas de cómputo Statgraphics y Sigmastat. Se aplicó la prueba de normalidad de Kolmogorov-Smirnov, Mann-Whitney (método gravitacional), análisis de regresión (temperatura crítica máxima, temperatura letal incipiente superior) y varianza (ANVA) para relacionar el efecto de la temperatura de aclimatación con las respuestas medidas (preferendum agudo, temperatura crítica máxima) (Zar, 1984). Para la construcción de las cajas en paralelo se utilizó el análisis exploratorio de datos (Tuckey, 1977) y la estadística básica proporcionada por los programas antes mencionados. De los datos de preferendum de temperatura determinada por los dos métodos y para la temperatura crítica máxima, el 50% quedó comprendido en el interior de la caja entre el cuartil inferior (Hi) y el superior (Hs) el otro 50% se repartió entre la cota superior (Cs) y cota inferior (Ci). El intervalo de confianza (Ic) de la mediana al 95% se calculó con la fórmula:

$$\mathbf{Ic = M \pm 1.58\ (\Delta H / \sqrt{n})} \qquad 2$$

donde 1.58 es una constante, ΔH es la diferencia entre el cuartil superior e inferior y $\sqrt{n}$ es la raíz cuadrada del número de datos.

La representación gráfica de la zona de tolerancia y resistencia térmica de *M. tenellum* se construyó con los valores obtenidos de la temperatura preferida, y de evitación inferior y

superior, de la temperatura letal incipiente superior (T.L.I.S.) y de la temperatura crítica máxima (T.C.M.) para construir el polígono de respuestas a la temperatura propuesto por Fry (1947) y modificado por Brett (1956).

V RESULTADOS

Durante las capturas se registraron los parámetros físicoquímicos en las zonas de muestreo para conocer las condiciones en las que se encontraban los organismos (Tabla III), así como en los estanques de aclimatación para asegurar que ninguno de estos factores ocasionara la muerte de los animales (Tabla IV).

Todos los datos generados en los experimentos de comportamiento termorregulatorio no tuvieron una distribución normal, por lo cual se les aplicaron pruebas no paramétricas.

V.1 Temperatura preferida y de evitación inferior y superior

A los datos de la temperatura preferida obtenidos mediante el método gravitacional se les aplicó la prueba de Mann-Whitney para ver si había diferencias entre la preferencia diurna y nocturna para determinar si *Macrobrachium tenellum* tiene un ritmo día - noche como ocurre en muchos crustáceos. En este caso, el langostino no tuvo un ritmo ya que no se encontraron diferencias significativas ($P>0.05$) entre el día y la noche y su posición en el gradiente térmico vario de 27 a 30.6 °C, con un preferendum final de temperatura de 28 °C (Figura 7).

Las temperaturas evitadas activamente por los organismos durante el ciclo de 24 horas se conocieron con la frecuencia relativa (%) y el promedio de temperaturas en cada cámara; los puntos que se tomaron en cuenta fueron aquellos que representaron arriba del 2.5 % de la distribución con lo cual se encontró que la temperatura de evitación inferior fue 18 °C y la evitada superior de 36.5 °C (Figura 8).

En el caso del método agudo, a los datos se les aplicó la prueba de ANVA no paramétrica la cual señaló, que existen diferencias significativas ($P < 0.05$) entre las

Tabla III. Parámetros fisicoquímicos registrados en el sitio de recolecta.

Parámetros	**Puente**				**Represa**			
	Fecha				Fecha			
	8J93	11N93	11F94	6Jul94	9J93	11N93	12F94	5Jul94
Temperatura del agua (°C)	28.5	26.0 26.1no	21.5	31.95	n.r. 29no	27.9	25.7 26.9no	31.1 31no
Temperatura ambiente (°C)	28	24.5	23	31.8	n.r. 22.8no	26.5	22.5 19no	30.5 31.8no
Humedad relativa (%)	59	42	60	66	78no	67	63 70no	89
Concentración de oxígeno (mg/l)	6.8	4.79 5.97no	6.0	2.93	n.r. 5.6no	5.2	5.0 4.72no	3.49
Porcentaje de saturación O_2	86	59 60no	72	39	n.r. 73no	70	61.3	n.r. 47no
Salinidad (‰)	0.0	1.0	1.15	1.32	0.0	1.0	1.0	2.33
Conductividad (millimhos)	n.r.	2.08	2.19	2.5	n.r.	2.06	2.15	2.47
Alcalinidad (ppm $CaCO_3$)	n.r.	206	164	160	n.r.	206	164	160
Dureza (mg/l $CaCO_3$)	673.2	514.8	613.8	534.6	673.2	554.4	693	554.4
pH	n.r.	7.2	7.35	7.14	n.r.	7.2	7.35	7.14

J = Junio N = Noviembre F = Febrero Jul = Julio
n.r. = no registrado no = noche

Tabla IV. Parámetros fisicoquímicos registrados en los estanques durante el período de aclimatación. Promedio ± error estándar.

Temperatura de aclimatación (°C)	**Dureza (mg/l $CaCO_3$)**	**Alcalinidad (ppm $CaCO_3$)**	**pH**	**Concentración de oxígeno mg / l**
22 ± 0.5	413.5 ± 113	120	8.54 ± 0.29	7.98 ± 0.31
25 ± 0.5	448.8 ± 77.8	120	8.39 ± 0.29	7.75 ± 0.25
28 ± 0.5	551.9 ± 71.8	120	8.94 ± 0.52	7.68 ± 0.27
32 ± 0.5	628.6 ± 48.0	120	8.82 ± 0.29	6.83 ± 0.45

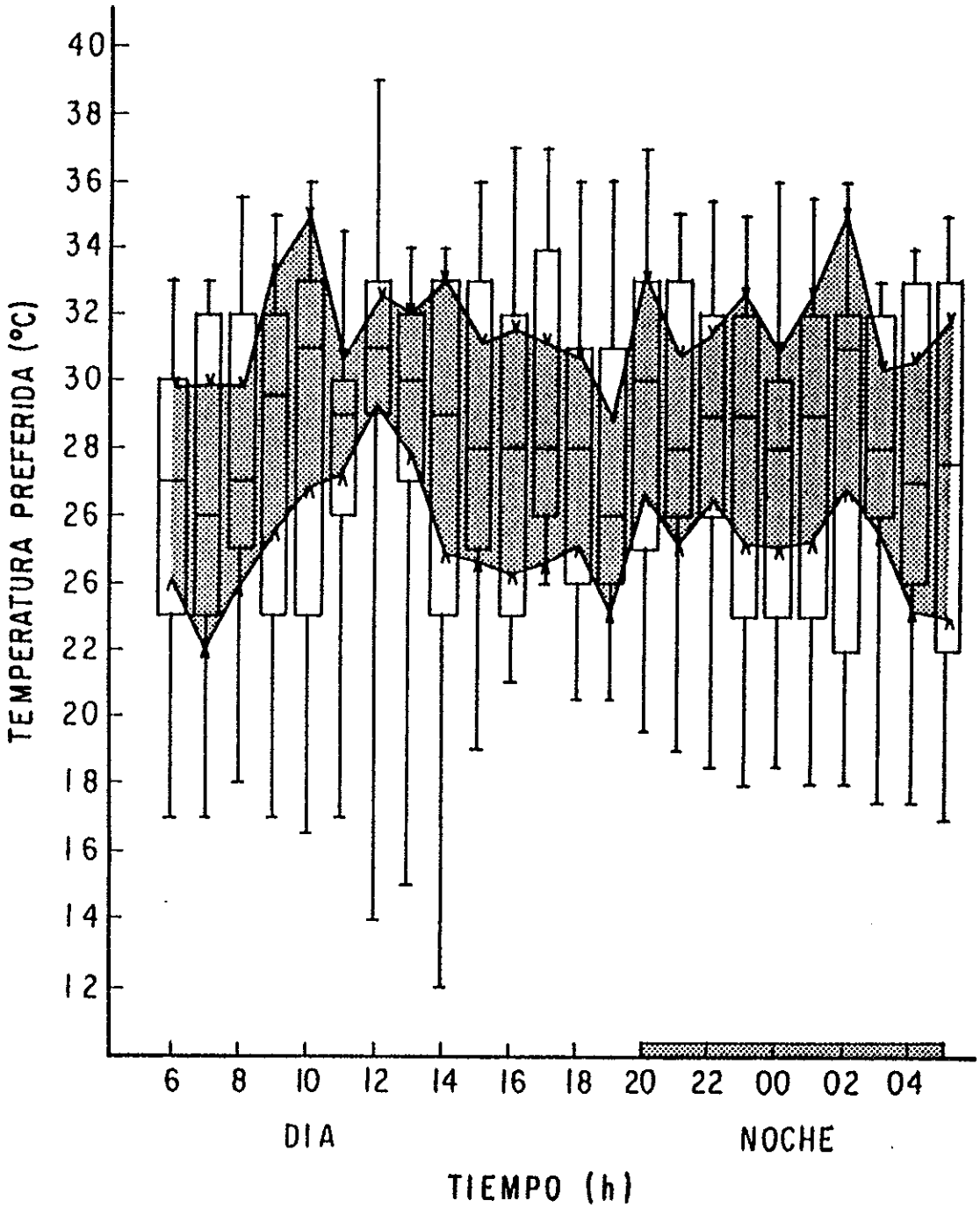

Figura 7. Relación entre la temperatura preferida y la temperatura de aclimatación en *M. tenellum* durante un ciclo de 24 horas. Mediana (línea horizontal obscura) ± intervalo de confianza al 95 % (zona obscura).

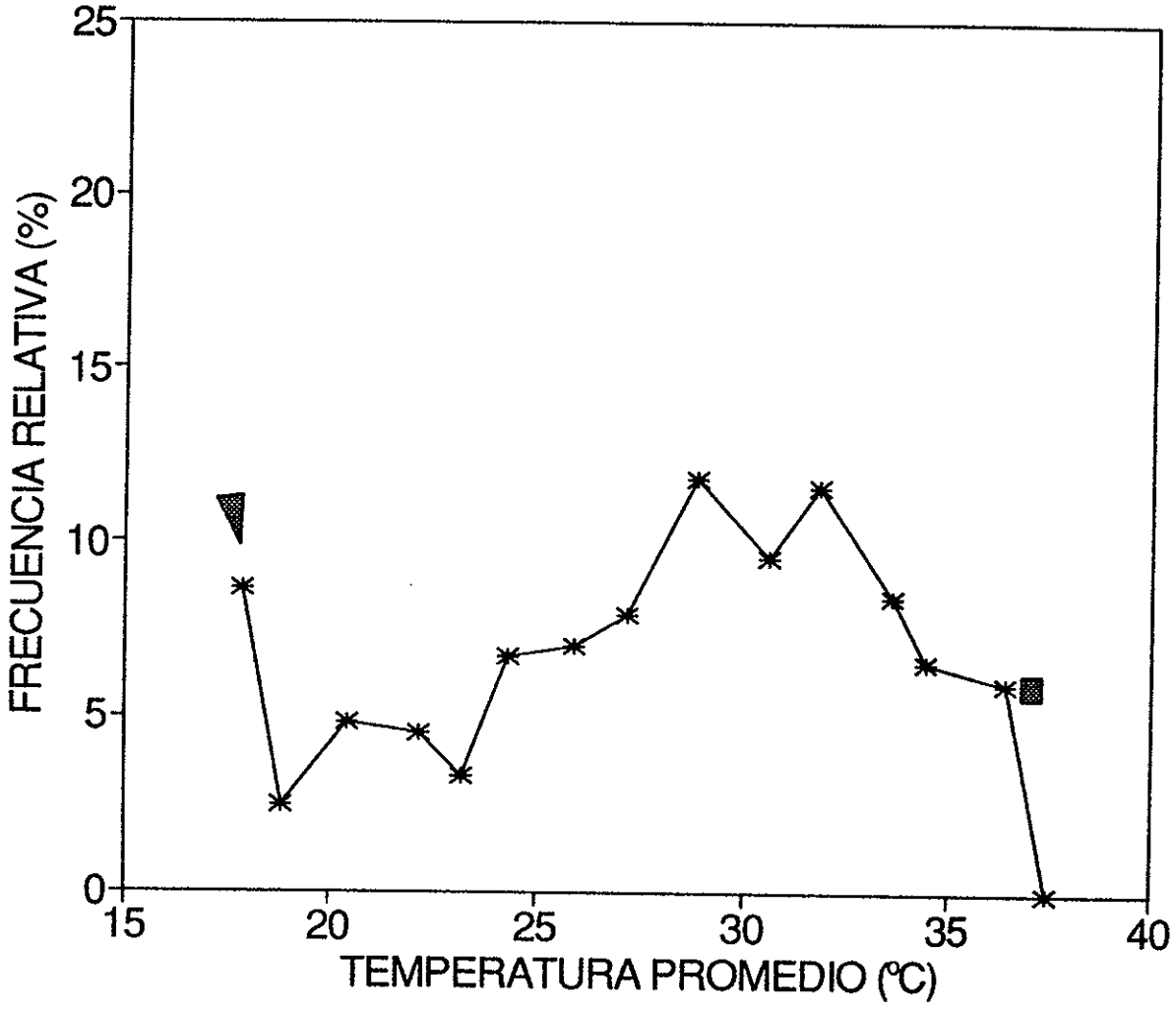

Figura 8. Temperatura promedio en cada cámara durante 24 horas en el gradiente térmico. Temperaturas de evitación inferior (▼) y superior (■) de *M. tenellum* (método gravitacional).

temperaturas seleccionadas por los organismos en el gradiente térmico cuando fueron aclimatados a cuatro temperaturas (22, 25, 28 y 32 °C) (Figura 9 y Tabla V). Para visualizar las diferencias entre las temperaturas preferidas se realizó una prueba de comparación múltiple, la cual demostró que todas difieren y por lo tanto denota la influencia de la temperatura de aclimatación sobre la temperatura preferida, la que se incrementó cuando los organismos se mantuvieron a bajas temperaturas y disminuyó al aumentar la temperatura de aclimatación (Figura 9).

El preferendum final obtenido fue de 28 °C y también coincidió con la temperatura que los animales eligieron al utilizar el método gravitacional. Esto indica que a esta temperatura el organismo realiza la mayoría de sus funciones fisiológicas con la máxima eficiencia buscando activamente su permanencia en los sitios que tengan temperaturas cercanas a la preferida.

Las temperaturas de evitación inferior y superior se calcularon de la misma forma que el método gravitacional; es decir, se tomaron en cuenta los puntos que representaron arriba del 2.5% de la distribución de frecuencia (Figura 10). Para las temperaturas de aclimatación de 22 y 25 °C, la temperatura de evitación inferior fue de 20 °C y la superior de 34 y 32 °C, con un intervalo entre ambas de 14 y 12 °C respectivamente. En el caso de 28 y 32 °C las temperaturas de evitación inferior fueron de 23 y 23.5 °C y la superior de 34 y 32 °C, con un intervalo de 11 y 8.5 °C respectivamente, lo cual indica que a altas temperaturas de aclimatación el intervalo disminuye.

Asimismo, se observó que *Macrobrachium tenellum* en raras ocasiones visitaron temperaturas superiores a los 35 °C, la cual está cerca de las temperaturas letales superiores (35.4 - 38.4 °C) encontradas en este trabajo y que se describen más adelante.

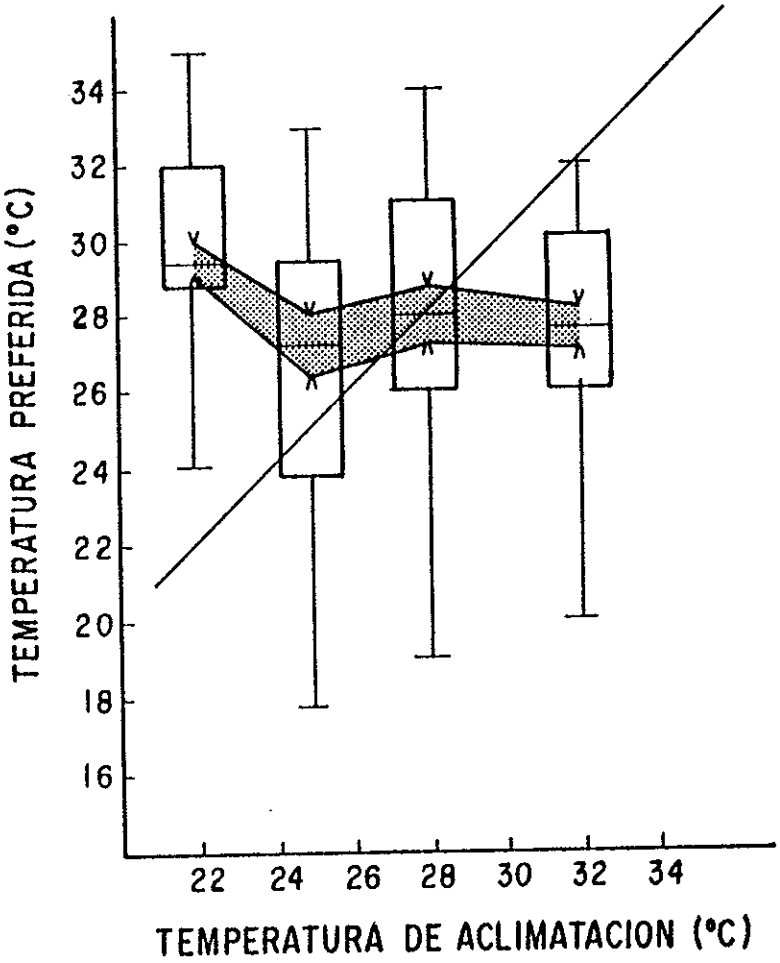

Figura 9. Relación entre la temperatura preferida y la de aclimatación en *M. tenellum* (método agudo). La zona sombreada corresponde al intervalo de temperaturas preferidas. La línea de 45 ° (pendiente = 1) representa el punto donde la temperatura preferida y la de aclimatación son iguales.

Tabla V. Temperatura preferida para cada temperatura de aclimatación. Mediana (± error estándar), peso promedio (± error estándar) y el número de organismos de *Macrobrachium tenellum*.

Temperatura de aclimatación (°C)	**Temperatura preferida (°C)**	**Peso (gramos) $\bar{x}$ ± E.E**	**número de organismos**
22	29.4 ± 0.20	4.60 ± 0.43	20
25	27.2 ± 0.32	3.91 ± 0.29	20
28	28.0 ± 0.30	4.04 ± 0.33	20
32	27.7 ± 0.32	3.99 ± 0.31	20

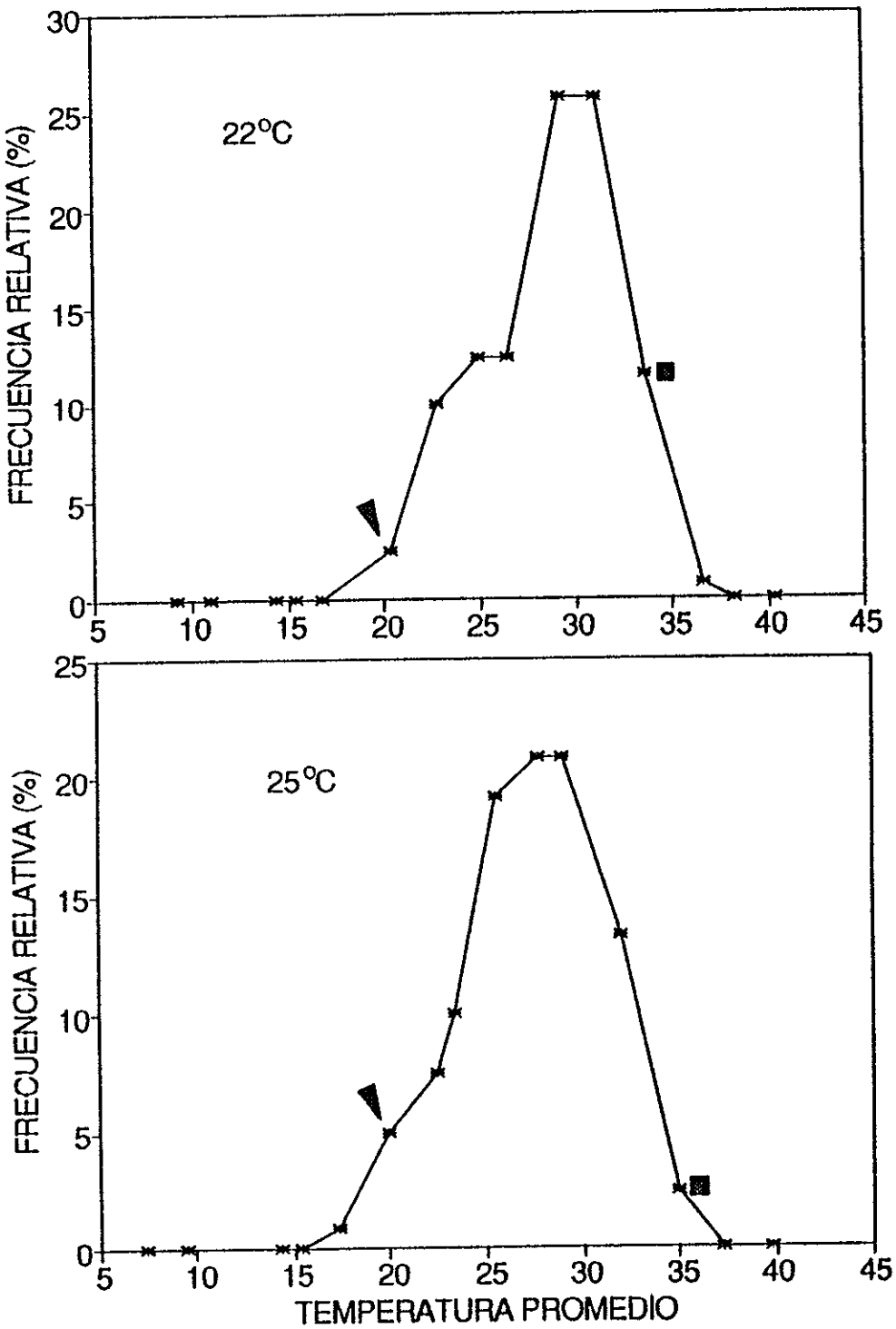

Figura 10. Temperatura promedio en cada cámara durante dos horas en el gradiente térmico (método agudo). Temperaturas de evitación inferior (▼) y superior (■) de *M. tenellum* aclimatado a 22 y 25 °C.

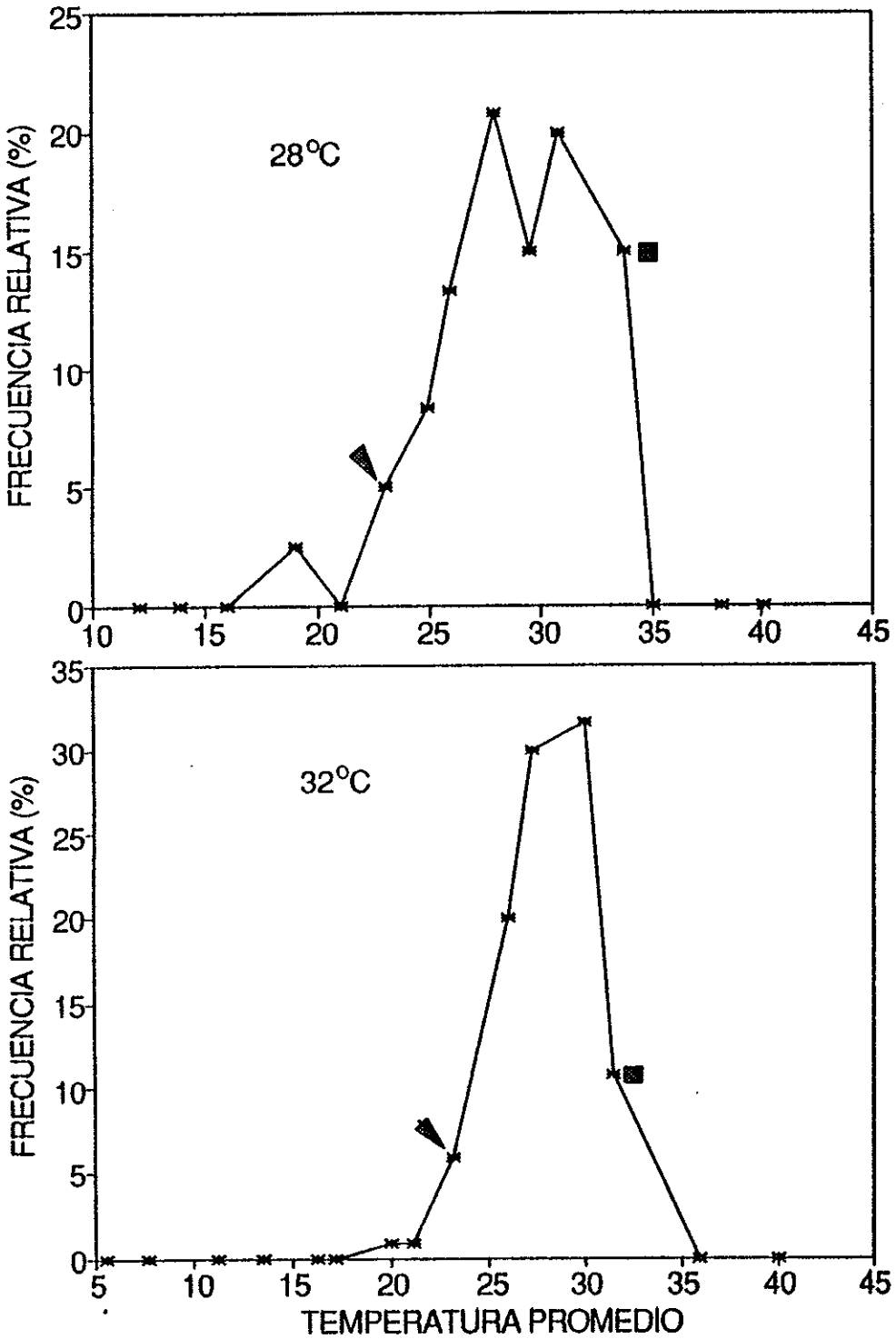

Figura 10. (Continuación) Temperatura promedio en cada cámara durante dos horas en el gradiente térmico (método agudo). Temperaturas de evitación inferior (▼) y superior (■) de *M. tenellum* aclimatado a 28 y 32 °C.

V.2 Temperatura letal incipiente superior (T.L.I.S.)

En la figura 11 y en la tabla VI se observa la relación entre la temperatura del baño y la tasa de morticidad para cada temperatura de aclimatación, así como el punto que corresponde a la temperatura letal incipiente superior determinado por el modelo de Kilgour *et al.* (1985).

En el caso de las temperaturas de aclimatación de 22 y 25 °C la temperatura letal incipiente superior fue de 35.4 y 36.5 °C respectivamente, mientras que en 28 y 32 °C el valor de la temperatura letal incipiente superior esta ubicado entre dos temperaturas experimentales y corresponde a 37.5 y 38.4 °C respectivamente (Figura 11).

Mediante el coeficiente de determinación se pudo conocer la variación que existe entre la temperatura letal incipiente superior y la temperatura de aclimatación, el cual indicó que el valor de la T.L.I.S. aumenta cuando se incrementa la de aclimatación (Tabla VI).

V.3 Comportamiento térmico ascendente (temperatura crítica máxima)

Las respuestas al estrés térmico ascendente: aumento de actividad, desorientación inicial y desorientación total, que ocurren en los organismos aclimatados a diferentes temperaturas se muestran en la figura 12. Estas respuestas fueron contrastadas por un análisis de varianza no paramétrico y las diferencias fueron altamente significativas ($P<0.001$), esto señala que las respuestas al estrés térmico ascendente están influenciadas por la temperatura de aclimatación. El coeficiente de determinación (R^2) encontrado para cada respuesta, indicó que existe una alta proporción entre las temperaturas que ocasionan las respuestas de estrés térmico ascendente y la temperatura de aclimatación (Figura 12).

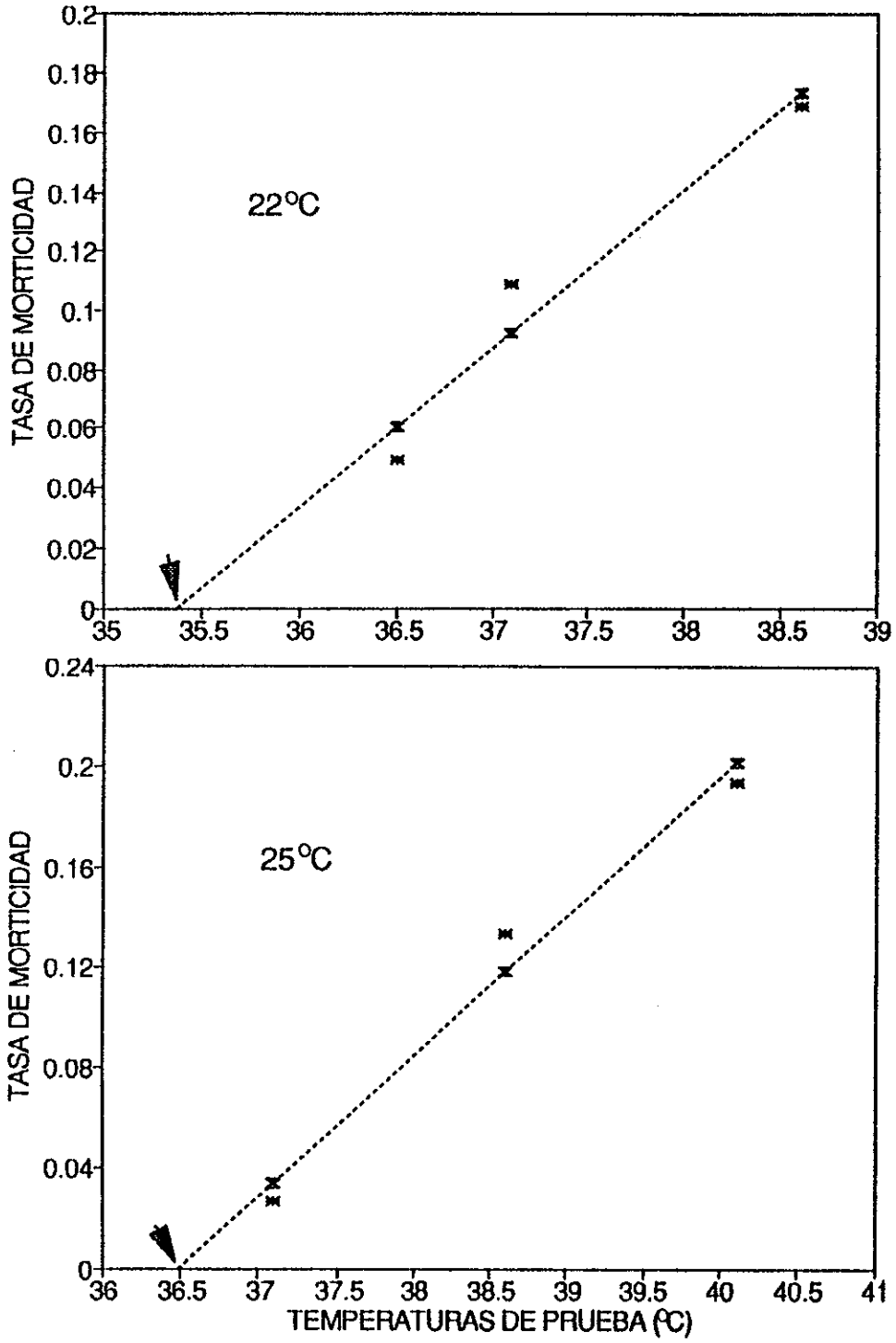

Figura 11. Tiempo medio de muerte y la temperatura letal. (⋎, T.L.I.S.), temperatura letal incipiente superior de *Macrobrachium tenellum* aclimatado a temperaturas de 22 y 25 °C. (*), valor observado; (X), valor obtenido de la regresión.

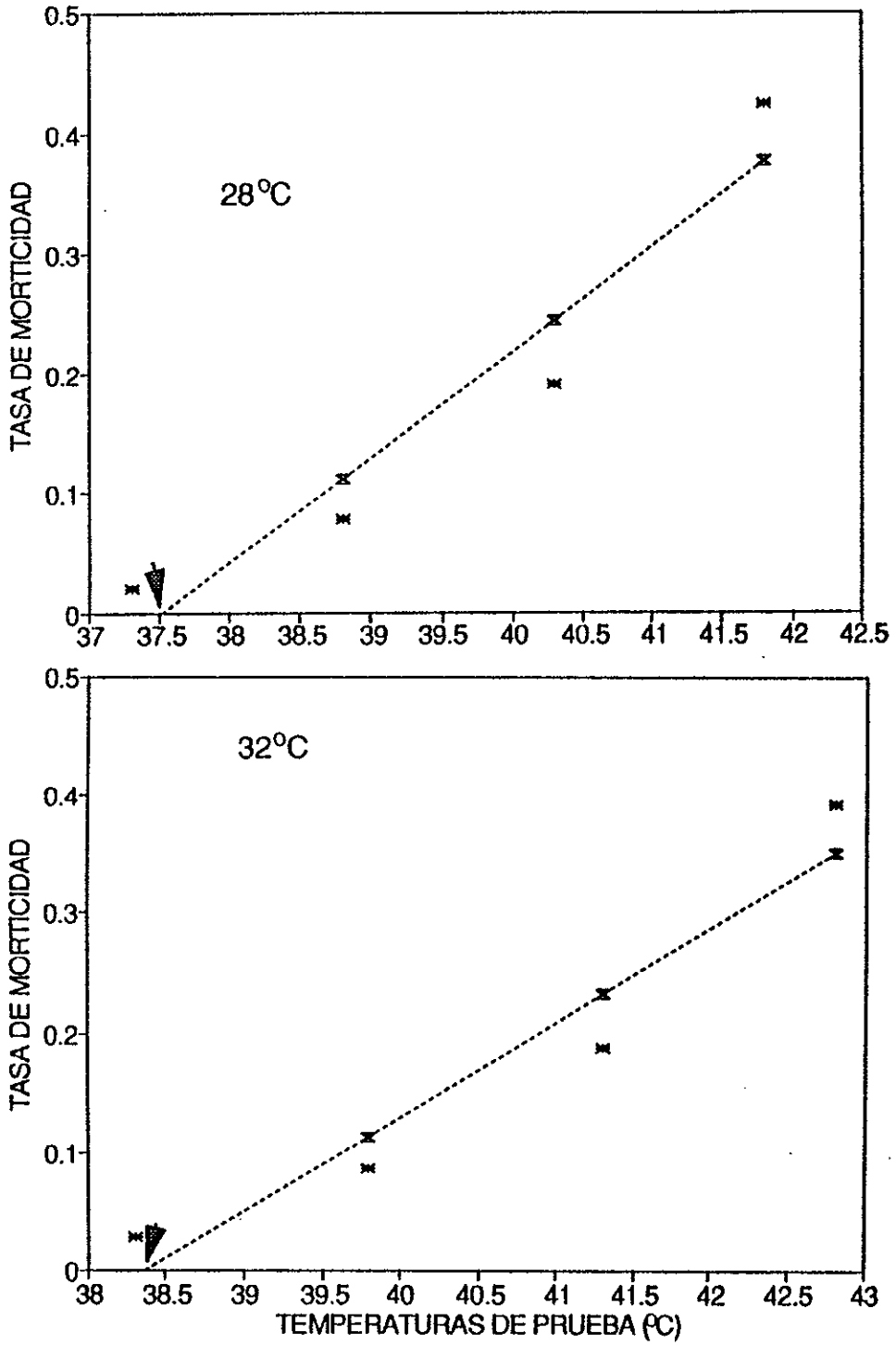

Figura 11. (Continuación) Tiempo medio de muerte y la temperatura letal. (⋎, T.L.I.S.), temperatura letal incipiente superior de *Macrobrachium tenellum* aclimatado a temperaturas de 28 y 32 °C. (*), valor observado; (X), valor obtenido de la regresión.

Tabla VI. Temperatura letal incipiente superior de *Macrobrachium tenellum* para cada temperatura de aclimatación. Peso promedio ± error estándar y coeficiente de determinación.

Temperatura de aclimatación (°C)	**Temperatura letal incipiente superior (°C)**	**Coeficiente de determinación (R^2)**	**Peso (gramos) $\bar{x}$ ± E.E.**
22	35.4		2.64 ± 0.19
25	36.5	97.70	2.51 ± 0.25
28	37.5		3.00 ± 0.37
32	38.4		3.26 ± 0.25

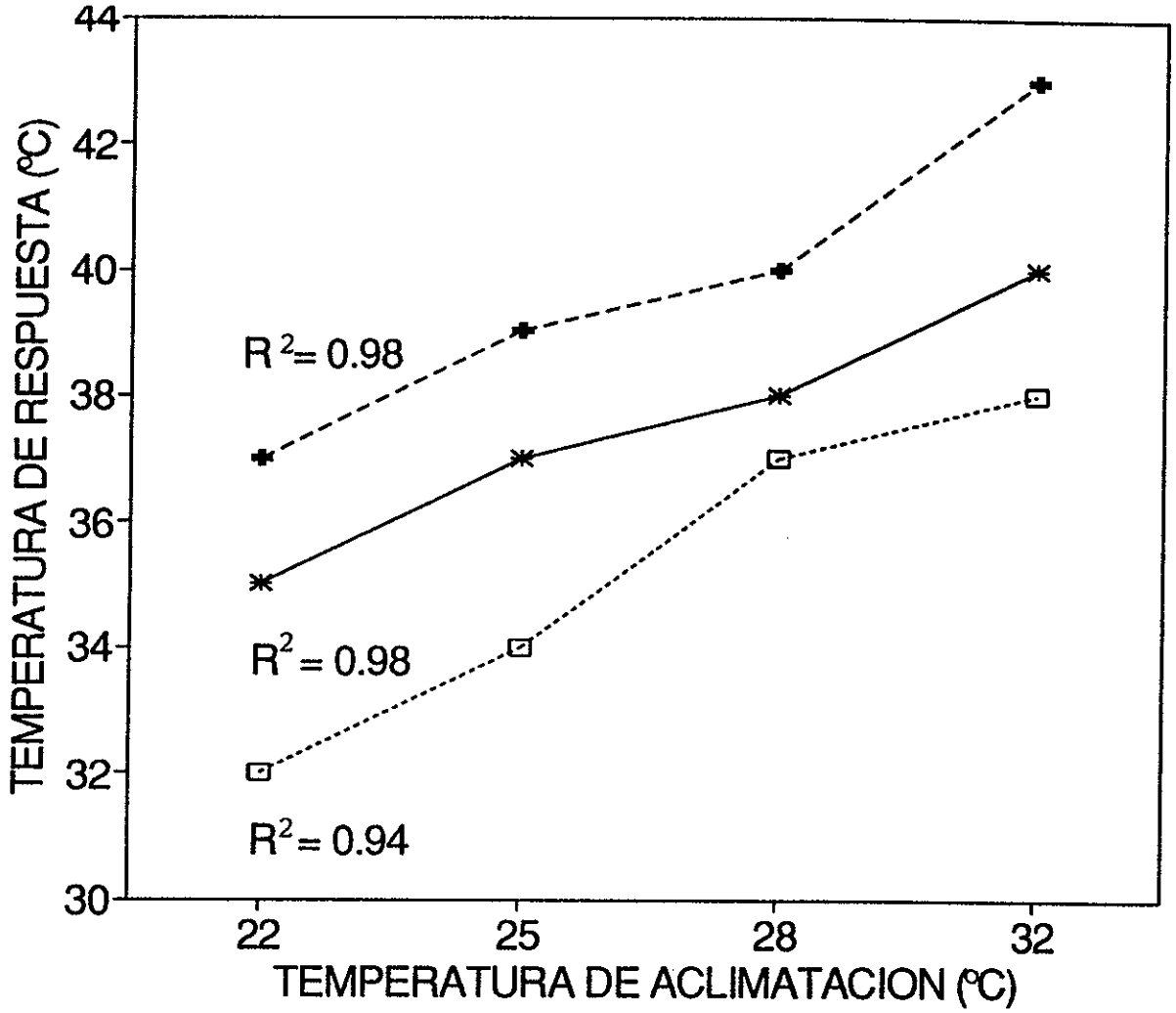

Figura 12. Respuestas al estrés térmico ascendente en *Macrobrachium tenellum*. (□), aumento de actividad; (*), desorientación inicial; (+), desorientación total.

Para detectar si hubo diferencias entre las temperaturas que originaron el aumento de actividad, la desorientación inicial y la desorientación total con respecto a la temperatura de aclimatación, se utilizó una prueba de comparación múltiple (SNK) la cual reveló que 22 y 25°C no fueron diferentes significativamente ($P>0.05$), al igual que 28 y 32°C, pero estas difieren ($P<0.05$) de las temperaturas de aclimatación de 22 y 25°C.

Con el coeficiente de determinación (R^2) se analizó el punto térmico considerado como la temperatura crítica máxima (desorientación total) con la temperatura de aclimatación y por diferencia entre la temperatura de aclimatación y la de respuesta se demostró el grado de resistencia de la especie, el cual disminuye cuando aumenta la de aclimatación (Figura, 13).

V.4 Punto térmico considerado como indicador de la temperatura crítica máxima

Los resultados obtenidos de los experimentos de la desorientación inicial y total para reconocer cual de las respuestas corresponde al punto térmico considerado como la temperatura crítica máxima en el langostino, revelaron que el porcentaje de sobrevivencia en los organismos expuestos a la desorientación inicial fue mayor al 50% para las cuatro temperaturas de aclimatación y particularmente de un 100% en los animales aclimatados a 32 °C (Figura 14). En el caso de los organismos que presentaron la respuesta de desorientación total se observó que a temperaturas de 22 y 25 °C el porcentaje de sobrevivencia fue del 53 y el 60% respectivamente, mientras que en 28 y 32 °C fue menor al 40%. La temperatura de aclimatación de 28°C fue la que tuvo el menor porcentaje de sobrevivencia en ambas respuestas (Figura 14). Al comparar la desorientación inicial con latotal se encontró que el menor porcentaje de sobrevivencia se observó en los organismos

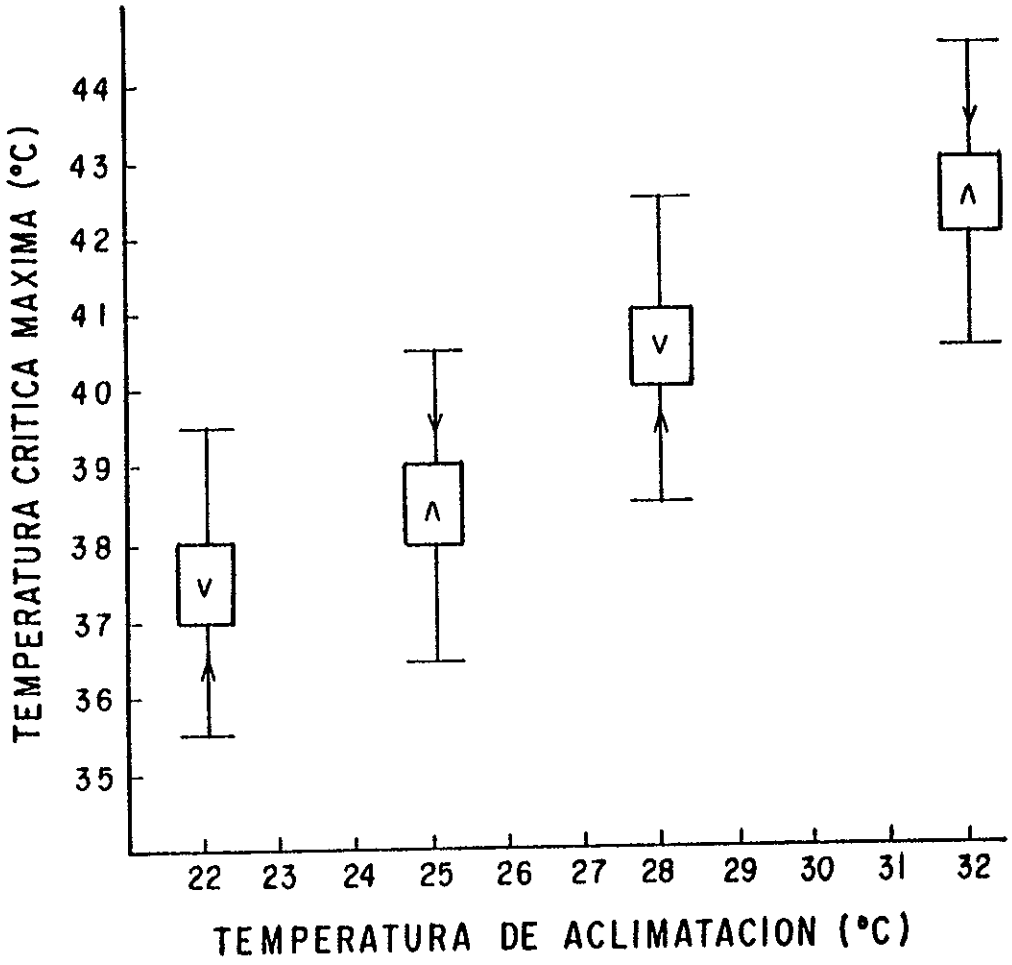

Figura 13. Relación entre la temperatura crítica máxima (desorientación total) y la temperatura de aclimatación en *M. tenellum*.

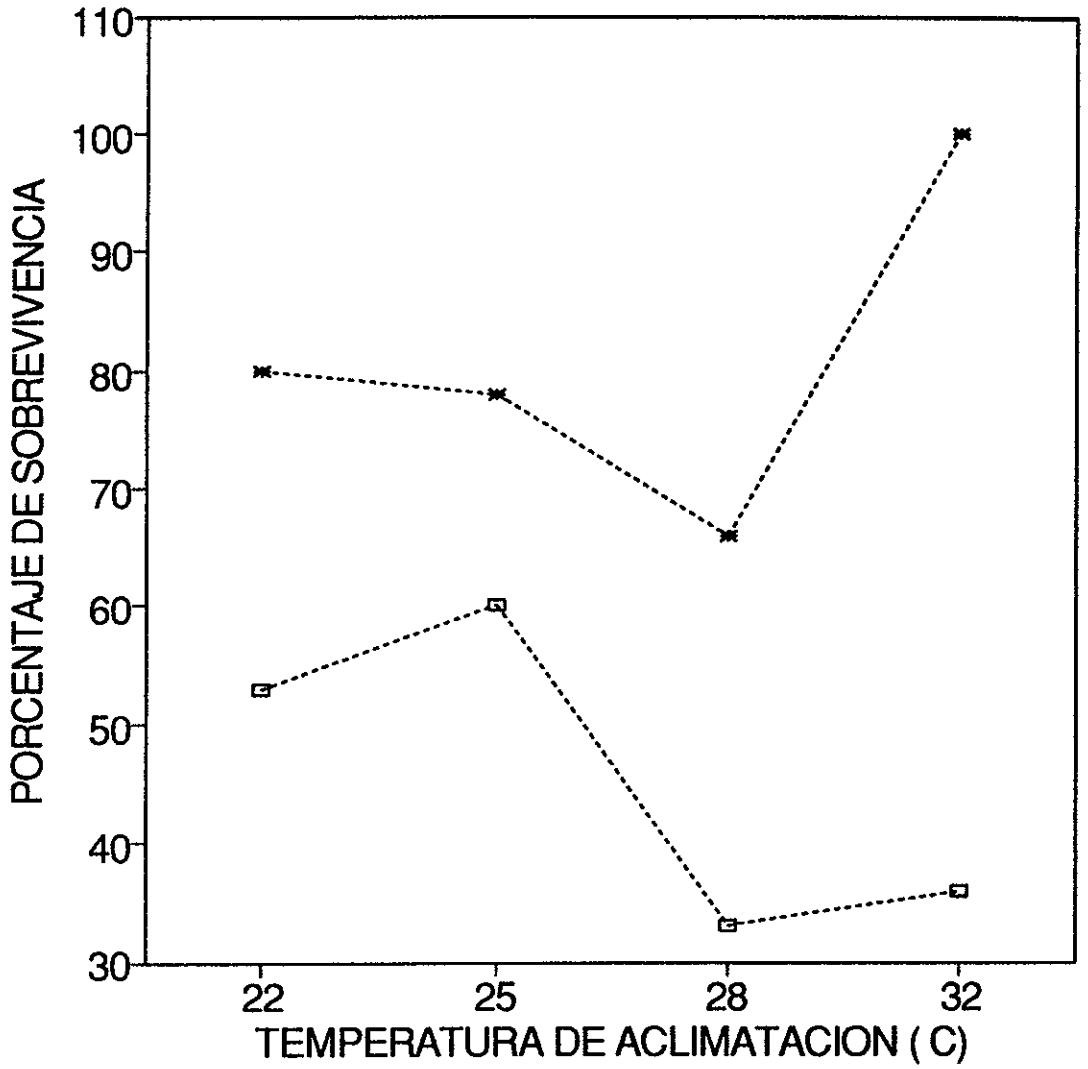

Figura 14. Porcentaje de sobrevivencia encontrado al observar las respuestas de desorientación inicial y total con respecto a la temperatura de aclimatación en *M. tenellum*. (*), desorientación inicial; (□), desorientación total.

que experimentaron la desorientación total, por consiguiente y por definición el punto térmico considerado como la temperatura crítica máxima es la desorientación total, que fue cuando los organismos perdieron la capacidad de escapar a las condiciones que los llevaron rápidamente a la muerte.

Para analizar el efecto de la desorientación inicial y total en la selección de la temperatura preferida, a los datos se les aplicó la prueba de Mann-Whitney. El resultado indicó que ambas respuestas son estadísticamente diferentes ($P<0.05$) en 25, 28 y 32 °C, excepto en 22°C. Mediante un ANVA de una vía no paramétrico (Kruskal-Wallis) se encontraron diferencias significativas ($P<0.05$) al comparar las temperaturas preferidas de la desorientación inicial y la total con el control (Tabla VII). Para aislar cual grupo o grupos difieren entre si se uso el método de Dunn's, el cual reveló diferencias significativas ($P<0.05$) entre todos los grupos y el control, excepto para la desorientación total contra el control de 32 °C; estos resultados indican que la temperatura preferida se modifica al calentar a los organismos hasta observar las respuestas de desorientación inicial y total (Figs. 9, 15 y 16).

V.5 Polígono de respuestas a la temperatura de *M. tenellum.*

Con el polígono de respuestas a la temperatura fue posible conocer el comportamiento termorregulador de *M. tenellum* en un intervalo de temperaturas de aclimatación de 22 a 32 °C, las cuales se pueden registrar a lo largo del año en su lugar de origen (Figura 17).

En el polígono se puede observar que a bajas temperaturas de aclimatación la zona de preferencia térmica tiene un intervalo más amplio que a altas temperaturas; la preferencia térmica de los organismos varía según la condición de aclimatación al elegir temperaturas más altas cuando se mantuvieron en temperaturas bajas y viceversa. En cambio la T.L.I.S. y la T.C.M. aumenta con la temperatura de aclimatación.

Tabla VII. Comparación de la desorientación inicial y desorientación total de *Macrobrachium tenellum* con respecto a la temperatura preferida.

Temperatura de aclimatación (°C)	**Temperatura preferida (°C) alterada por Desorientación Inicial (D.I)**	**Temperatura preferida (°C) alterada por Desorientación Total (D.T)**	**Temperatura preferida (°C) control**	**Diferencias significativas de la D.I. y D.T. contra el control**
22	27 ± 0.35	27.0 ± 0.57	29.4 ± 0.20	P<0.05
25	28 ± 0.40	27.0 ± 0.61	27.2 ± 0.32	P<0.05
28	26 ± 0.66	30.0 ± 0.69	28.0 ± 0.30	P<0.05
32	28 ± 0.37	27.5 ± 0.62	27.7 ± 0.32	P<0.05

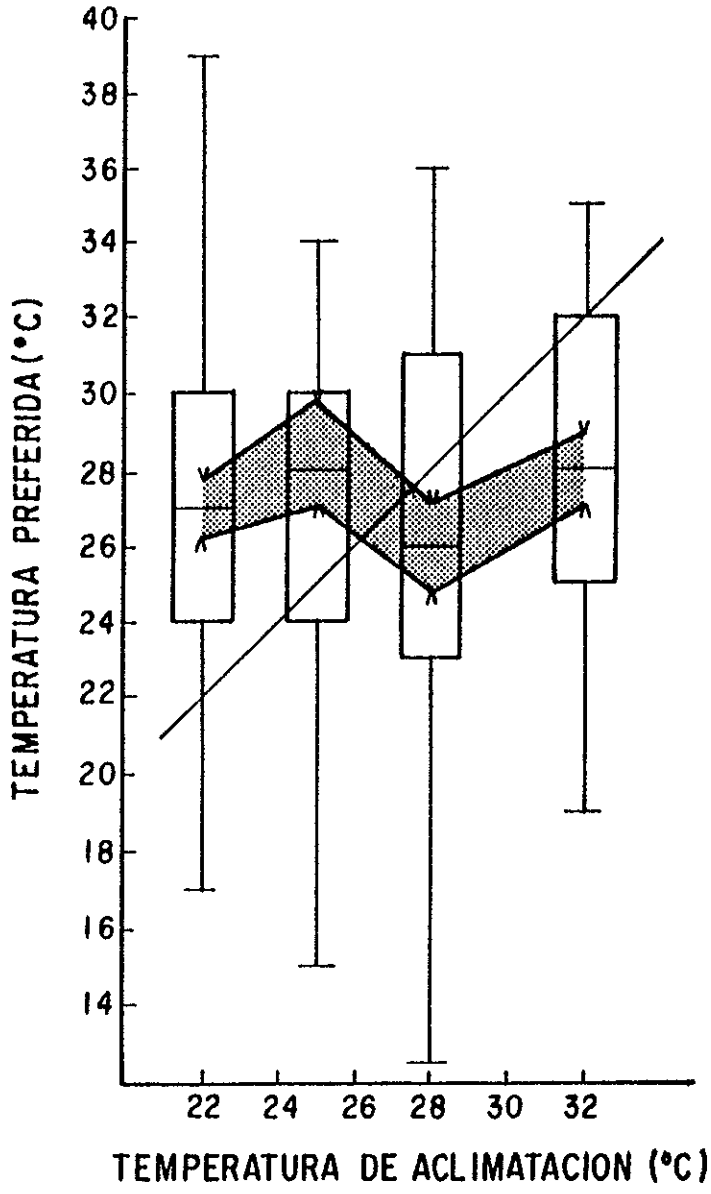

Figura 15. Relación entre la temperatura preferida y de aclimatación en organismos calentados hasta observar la respuesta de desorientación inicial. La línea de 45 ° representa el punto donde la temperatura preferida y la de aclimatación son iguales.

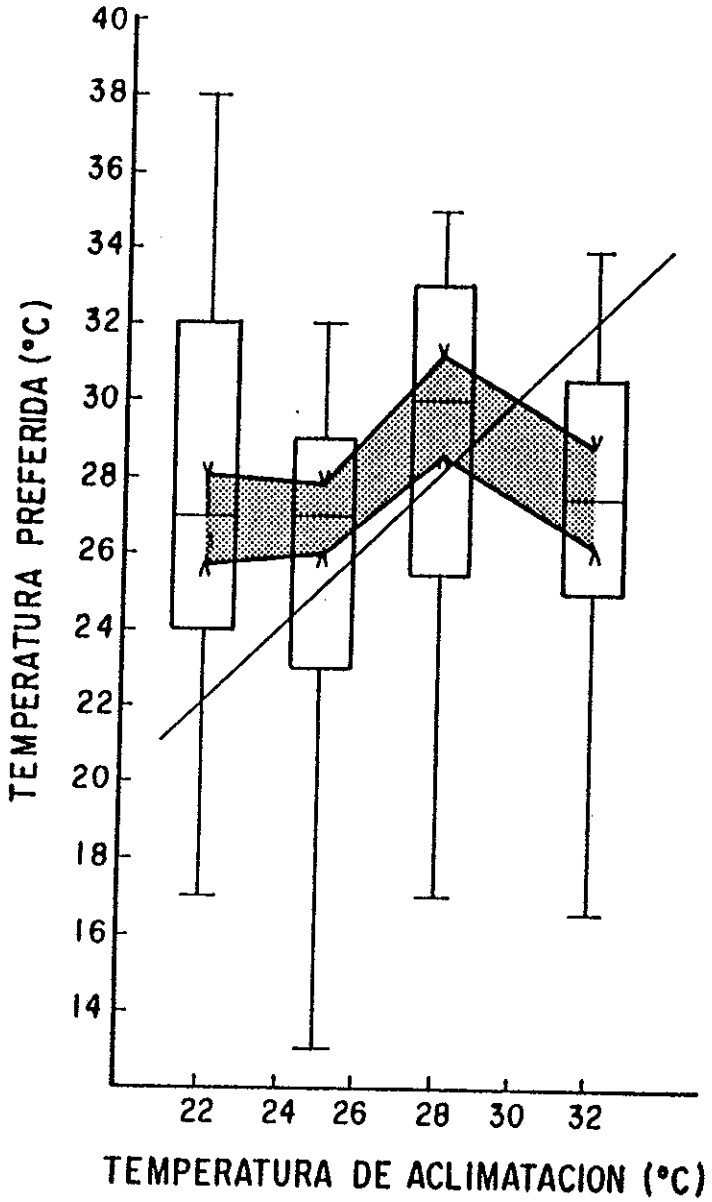

Figura 16. Relación entre la temperatura preferida y de aclimatación en organismos calentados hasta observar la respuesta de desorientación total. La línea de 45 ° representa el punto donde la temperatura preferida y la de aclimatación son iguales.

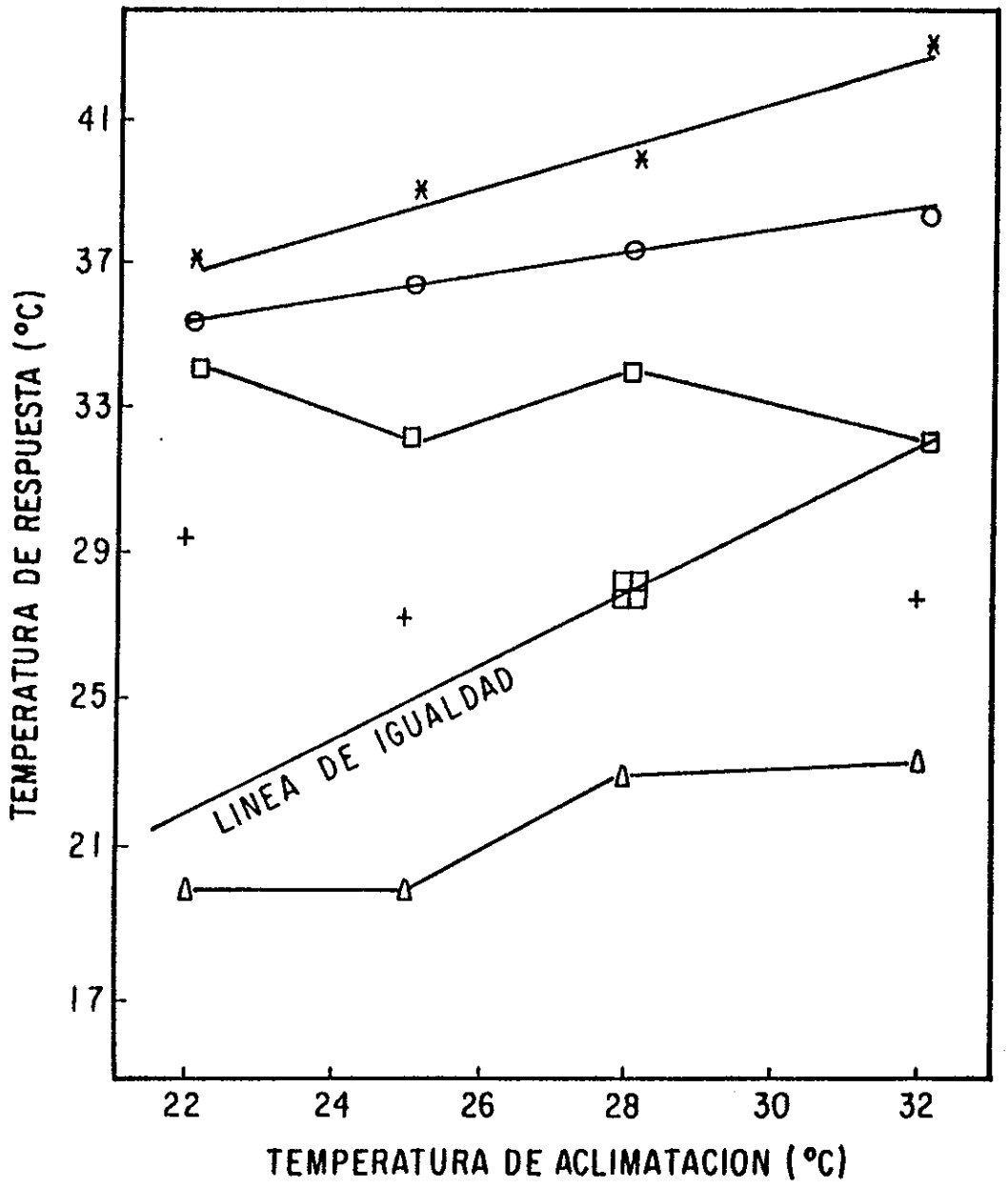

Figura 17. Polígono de las respuestas a la temperatura en *Macrobrachium tenellum* aclimatado a diferentes temperaturas. T.C.M., temperatura crítica máxima (*); T.L.I.S., temperatura letal incipiente superior (O); temperatura preferida (+); temperatura de evitación superior (□) e inferior (Δ); preferendum final (⊞).

VI DISCUSION

VI.1 Temperatura preferida y de evitación inferior y superior

La temperatura en la cual un organismo se desempeña óptimamente se puede conocer bajo condiciones de laboratorio si se estudia el preferendum final de temperatura, donde animales aclimatados a temperaturas fijas o expuestos sólo a condiciones naturales, son colocados en un gradiente horizontal de temperaturas donde ellos seleccionan y se congregan en un intervalo térmico (Vernberg y Vernberg, 1972). Las respuestas de comportamiento térmico expresadas como temperatura preferida o de evitación sirven para incrementar y optimizar la sobrevivencia y la reproducción de los organismos (Reynolds, 1977).

La temperatura preferida se conoce en varias especies de peces (*Tilapia mossambica,* Badenhuizen, 1967; *Lepomis macrochirus,* Beitinger, 1975; Cherry *et al.* 1975; 1977) y en el crustáceo *Macrobrachium rosenbergii* (Díaz y Bückle, 1993) por dos métodos el gravitacional y el agudo, los cuales surgieron de la definición bipartida de Fry (1947).

En el presente trabajo se utilizaron ambos métodos para conocer la temperatura preferida así como las de evitación inferior y superior del langostino. En el caso del método gravitacional se encontró un intervalo térmico de 27 a 30.6 °C en donde aproximadamente el 90% de los organismos se mantuvieron activos. Con las 24 horas de observación se pudo conocer el preferendum térmico final (28 °C), que coincidió con el obtenido en el método agudo. Los organismos que fueron aclimatados a temperaturas bajas (22 °C) prefirieron temperaturas más altas (29.4 °C) mientras que los aclimatados a 32 °C eligieron temperaturas más bajas (27.7 °C). Se han reportado resultados similares en *Orconectes obscurus* (Hall *et al.* 1978, Mathur *et al.* 1982), *Macrobrachium rosenbergii* (Díaz *et al.*

1993) y en *Orconectes immunis* (Crawshaw, 1983) posiblemente este comportamiento se deba a que el incremento en la temperatura de aclimatación se encuentra cerca de las temperaturas evitadas por los organismos o también en la proximidad de los límites de tolerancia de la especie.

Los valores muestran que la temperatura de aclimatación afectó la temperatura preferida seleccionada por el langostino. Estos resultados no concuerdan con lo reportado por Espina *et al.* (1993) en *Procambarus clarkii*, *Orconectes causegi* (Loring y Hill, 1976), *O. immunis* (Crawshaw, 1974), *P. spiculifer* y *Cambarus latimanus* (Taylor, 1984); donde no hubo efecto de la temperatura de aclimatación. Probablemente, estas especies poseen mecanismos más desarrollados para compensar los cambios ambientales.

La orientación espacial que resulta en un intervalo térmico en donde se congregan los organismos ha sido denominado ortotermoquinesis (Fraenkel y Gunn, 1961) y el langostino debe considerarse dentro de este contexto. Este intervalo puede ser designado como el preferendum final del organismo porque en la escala térmica no es un punto, sino más bien un intervalo de distribución normal debida a la variabilidad intrínseca de los organismos (Coutant, 1970). Los argumentos que apoyan este planteamiento, se deben a que el preferendum final es afectado por otros factores tales como la época del año, el estadio del ciclo de vida, la disponibilidad de alimento, la condición patológica, la intensidad de luz, la concentración de oxígeno y otros (Hutchison y Maness, 1979; McCauley y Huggins, 1979; Reynolds y Casterlin, 1979).

Muchas investigaciones mencionan el efecto que tienen los factores bióticos y abióticos sobre la temperatura seleccionada por los organismos, pero a la fecha ninguno ha demostrado el grado de variación asociado a estos factores, por lo que considero que es necesario se inicien los estudios a este respecto para poder entender mejor los mecanismos fisiológicos y adaptativos de los organismos.

Diversos estudios sobre el comportamiento termorregulador de los crustáceos decápodos expuestos a un gradiente térmico reportan un intervalo de ± 4 °C en el preferendum térmico de la especie (Reynolds y Casterlin, 1979, Nelson y Hooper, 1982), lo que también concuerda con lo encontrado para *M. tenellum* (Tabla VIII).

La temperatura preferida refleja óptimos térmicos para ciertos procesos biológicos como la reproducción, el metabolismo de rutina, la velocidad de natación, el trabajo cardíaco, la eficiencia de conversión del alimento y el crecimiento, este último generalmente coincide con el preferendum final, tal es el caso de *Penaeus duorarum* la cual se correlaciona con el período de rápido crecimiento y maduración (Reynolds y Casterlin, 1979c); en *Homarus americanus* (Reynolds y Casterlin, 1979a), en *Procambarus spiculifer* (Taylor, 1990) y en *Macrobrachium rosenbergii* (Farmanfarmaian y Moore, 1978; Díaz *et al.* 1993). En *M. tenellum* Cabrera *et al.* (1979) y Guzmán (1987) reportaron que la madurez sexual ocurre en un intervalo de temperaturas de 25 a 29 ºC y el desarrollo larvario óptimo a 28.6 °C, estas temperaturas están dentro del intervalo de temperatura preferida encontrada en este trabajo, es decir entre 27 y 30.6 °C.

El comportamiento termorregulador observado en el langostino generado por cuatro temperaturas de aclimatación, indicó que los organismos en pocas ocasiones incursionaron a zonas donde la temperatura fue mayor a 35 °C la cual esta cerca de la temperatura letal incipiente superior que en este trabajo tuvo un intervalo de 35.4 a 38.4 °C para las temperaturas de 22 a 32 °C. La temperatura preferida de muchas especies acuáticas, al igual que el langostino, está más cerca del límite letal superior. Es por esto que los animales pueden regular de manera más precisa un intervalo térmico cuando en su medio natural las temperaturas altas son más frecuentes (Kellog y Gift, 1983).

Las temperaturas de evitación inferior y superior de esta especie fueron de 20 a 34 °C con un mayor intervalo en las temperaturas de aclimatación de 22 y 25 °C (14 y 12 °C) y

Tabla VIII. Comparación del intervalo de temperaturas preferidas reportadas para crustáceos con las encontradas en este trabajo.

Especie	Temperatura preferida (°C)	Autor
Orconectes obscurus	30 *	Hall ***et al.*** (1978)
Panulirus argus	25 a 35	Reynolds y Casterlin (1979d)
Penaeus duorarum	30 *	Reynolds y Casterlin (1979c)
Homarus americanus	15 a 20	Reynolds y Casterlin (1979a)
Palaemonetes vulgaris	27 *	Casterlin y Reynolds (1979)
P. kadiakensis	29 a 31	Nelson y Hooper (1982)
Orconectes obscurus	29.8 a 33.9	Mathur ***et al.*** (1982)
Orconectes immunis (machos y hembras)	21.5 *	Crawshaw (1983)
Procambarus clarkii	21.96 *	Taylor (1984)
P. spiculifer	23.4 *	Taylor (1984)
Cambarus latimarus	16.8 *	Taylor (1984)
Palaemonetes sp.	24 a 27	Warburg y Shuchman (1984)
Panulirus	24 a 27	Warburg y Shuchman (1984)
Clibanarius erythropus	24 a 27	Warburg y Shuchman (1984)
Procambarus clarkii (juveniles, preadultos y adultos)	23.4 *	Espina ***et al.*** (1993)
Macrobrachium rosenbergii	29 a 31	Díaz y Bückle (1993)
M. tenellum	27 a 30.6	En este trabajo

* Preferendum final

menor en 28 y 32 °C (11 y 8.5 °C), lo cual significa que a bajas temperaturas de aclimatación el organismo tiene un mayor intervalo de preferencia térmica que disminuye al aumentar la de aclimatación. La amplitud observada entre los límites de evitación inferior y superior (zona de preferencia térmica; figura 1) indicó la tolerancia o flexibilidad de los organismos a los cambios de temperatura en el ambiente. Resultados similares se han reportado en *Orconectes obscurus* (Mathur *et al.*, 1982), *Procambarus clarkii* (Espina *et al.* 1993), *Macrobrachium rosenbergii* (Garrido, 1990) y en algunos peces (Cherry *et al.* 1975).

De todos los estudios del comportamiento termorregulador que se han realizado en los organismos, en la actualidad se manejan y discuten cuatro hipótesis; **a**) el preferendum final de temperatura es una respuesta característica de cada especie, que puede ser modificada por factores no térmicos tales como la edad, la disponibilidad de alimento, época del año o condición patológica (McCauley y Read, 1973; Reynolds y Casterlin 1979a); **b**) la división del hábitat generado por el comportamiento termorregulador es una medida de segregación intra e inter-específica de los organismos para reducir el canibalismo y la competencia (Reynolds y Casterlin, 1979b; Coutant, 1980); **c**) la temperatura preferida puede reflejar óptimos térmicos para ciertos procesos biológicos (Crawshaw, 1977; Manguson *et al.* 1979; Coutant, 1980) y **d**) generalmente los organismos evitan temperaturas extremas antes de que lleguen a ser letales para elegir condiciones más favorables las cuales le sirven como refugios térmicos (Cherry *et al.* 1975, 1977; Gift, 1977; Winkler, 1979).

La importancia de conocer la relación entre el comportamiento termorregulador y la temperatura óptima para las funciones fisiológicas ha servido como un criterio para seleccionar sitios de cultivo donde la temperatura preferida favorece un máximo crecimiento de los organismos (McCauley y Casselman, 1981). Tomando en cuenta lo anterior, es factible que el cultivo de *Macrobrachium tenellum* en Baja California se realice con éxito a

temperaturas de 27 a 30.6 °C, ya que al conocer la temperatura preferida de la especie se podrían dar algunas alternativas bajo las cuales se debe criar así como el lugar y época del año.

Algunos avances sobre el semicultivo de *M. tenellum* fueron reportados por Martínez *et al.* (1980), quienes consideran que las condiciones del medio en las que fueron cultivados los organismos no fueron las óptimas, ya que el crecimiento para obtener la talla comercial en cinco meses no fue satisfactorio, debido a que la temperatura fue baja (23 °C) comparada con la registrada en el medio natural (25 - 28 °C). También reportó que los machos de esta especie al igual que en *M. rosenbergii* crecieron más rápido que las hembras. Las temperaturas reportadas por Martínez *et al.* (1980) también se registraron en la localidad de Mulegé, Baja California Sur en primavera-verano.

Las siembras de esta especie en estanquerías rústicas del Estado de Morelos, en sistemas de mono y policultivo con mojarra-tilapia y el híbrido de ambas, son los primeros intentos de producción rural de cultivo. En este mismo lugar, juveniles de *M. tenellum* provenientes de la desembocadura del río Balsas, fueron distribuidos en cuatro embalses de diferente temporada de inundación, en los cuales se observó un buen crecimiento al alcanzar una talla comercial de 12 cm entre los seis y siete meses. En el año de 1984 se llegó a sembrar 600,000 juveniles de esta especie capturados en la costa de Guerrero y 350,000 de *M. rosenbergii* donadas del centro acuícola "El Carrizal" pero actualmente sólo se siembra *M. rosenbergii.*

Probablemente todas las iniciativas para la producción rural de la especie deberían estar apoyadas por un estudio de la secuencia térmica anual para acotar el intervalo en que se encuentra el preferendum de temperatura de *Macrobrachium tenellum*, así como el conocer la susceptibilidad de la especie a las fluctuaciones de los factores abióticos y su resistencia a enfermedades.

La temperatura sirve además como un indicador para detectar los ritmos circadianos de los animales porque influye en el comportamiento de actividad (Williams *et al.* 1979). En *Orconectes immunis* (Crawshaw, 1974) se reportó que los períodos de actividad diarios son regulados y determinados principalmente por el ciclo de luz y al no elegir una temperatura preferida como muchos invertebrados, se sugiere que se puede dar un ajuste continuo en la zona de temperaturas aceptables. Este organismo fue activo durante la noche al seleccionar temperaturas de 22.5 °C y durante el día de 18 °C donde fue inactivo. En otros crustáceos como *Procambarus clarkii* se ha reportado un ritmo diurno-nocturno con una temperatura preferida de 24 y 26.7 °C respectivamente (Bückle *et al.* 1994). Taylor (1984) reportó en *P. spiculifer* un ritmo circadiano que fue mínimo en la mañana y mayor en la tarde. Se debe considerar que algunas especies exhiben ritmos diurnos de actividad locomotora pero no de temperatura preferida (Reynolds y Casterlin, 1979b), en este estudio *Macrobrachium tenellum* seleccionó una temperatura pero no se conoció si tiene un ritmo día - noche. En otras especies se han manifestado ritmos independientes de la actividad y la temperatura, tal es el caso de los ritmos mareales como en *Carcinus* (Reynolds *et al.*, 1978).

VI.2 Temperatura letal incipiente superior (T.L.I.S.)

La temperatura letal incipiente superior (T.L.I.S.) representa el límite superior de la zona de tolerancia de los organismos que es efectada por la temperatura de aclimatación (Lee y Rinne, 1981). Esto se observó en el langostino al obtener valores de la T.L.I.S. para cada temperatura de aclimatación (22, 25, 28 y 32 °C) de 35.4, 36.5, 37.5 y 38.4 °C respectivamente. La temperatura letal incipiente superior de la condición experimental de 22 y 25 °C se ajustan al modelo, mientras que en las temperaturas de aclimatación de 28 y 32 °C la T.L.I.S. se ubica entre dos temperaturas de prueba; es posible que la causa de esto sea

que el modelo fue construido con las temperaturas de aclimatación de 11 a 25 °C, y por lo tanto no se ajustó a las temperaturas más altas utilizadas en este trabajo, e inclusive se puede deber también a que el valor de 'n' usado no es el apropiado para los crustáceos, ya que este puede variar entre las especies.

Se aprecia que el valor de la T.L.I.S. se incrementa en relación a la temperatura de aclimatación; este comportamiento también se observó en las postlarvas y juveniles del langostino malayo *Macrobrachium rosenbergii* (Garrido, 1990), lo que posiblemente se debe a que la sobrevivencia disminuye cuando se incrementa la temperatura, la cual puede estar muy cerca del umbral de resistencia, más allá de éste hay un cambio drástico en la sobrevivencia.

Becker y Genoway (1979) sugieren que el método utilizado para conocer la T.L.I.S. puede ser usado para determinar los límites de tolerancia térmica superior de los organismos. Los estudios del límite térmico superior e inferior tienen además como objetivo conocer las respuestas fisiológicas tomando en cuenta la calidad del agua, la dieta, el fotoperiodo y la época del año, factores que varían de especie a especie (Hickman y Dewey, 1973). En relación a esto, Hutchison y Maness (1979) mencionan que para comprender la distribución espacio-temporal del calor en la naturaleza y otras fuentes de energía en el ambiente se requiere una síntesis multidimensional de datos de laboratorio y de campo que integren la información para entender la biología térmica de las especies.

VI.3 Temperatura crítica máxima (T.C.M.).

La resistencia al calor en organismos acuáticos ha sido evaluada para conocer sus requerimientos en el hábitat y su capacidad de aclimatación térmica. Para acotar los límites

de la zona de resistencia térmica se han planteado dos métodos, la temperatura letal media (Tlm) y la temperatura crítica máxima (T.C.M.).

La temperatura crítica máxima es definida por una reacción conductual frente a un estimulo térmico. Actualmente existe discrepancia en los criterios utilizados para designar la T.C.M., debido a que cada investigador emplea una reacción física conductual diferente que depende del organismo. Algunos consideran la T.C.M. como la temperatura a la cual el animal muere (Lowe y Heat, 1969; Gibson *et al.* 1976); para otros es el punto en el cual los peces se dan vuelta, luego se ponen rígidos hasta no poder enderezarse (Hassan y Spotila, 1976); otros consideran el punto crítico como la aparición de espasmos musculares (Mahoney y Hutchison, 1969), sin embargo, Cox (1974) utiliza la primera pérdida del equilibrio y el cese del movimiento opercular de los peces. En el caso de crustáceos generalmente se considera como punto de muerte la temperatura a la cual hay un cese total del movimiento de los apéndices (McLeese, 1956; Wiesepape *et al.* 1972).

Todos los términos considerados, establecidos y manejados para puntualizar el estado físico de los organismos, difiere porque los animales una vez removidos inmediatamente a la temperatura de aclimatación, pueden recobrarse y continuar vivos por períodos más o menos largos, según haya sido el impacto causado por la exposición a la alta o baja temperatura.

En este trabajo los organismos llevados a la respuesta de desorientación inicial tuvieron la mayor sobrevivencia mientras que, en la desorientación total el porcentaje de mortalidad fue mayor lo cual indicó por definición, que la temperatura crítica máxima en *M. tenellum* es la respuesta de desorientación total, que fue cuando la actividad locomotora comenzó a desorganizarse y los organismos perdieron la capacidad de escapar de las condiciones que los llevaron rápidamente a la muerte (Cowles y Bogert, 1944). La temperatura preferida de los organismos que fueron expuestos al efecto de la desorientación

inicial y total se modifica con respecto al grupo control, lo cual indicó que el estrés térmico ascendente ocasiona en los individuos una alteración en los mecanismos de respuesta.

Se han realizado trabajos similares en *Procambarus clarkii* por Díaz *et al.* (1994) en donde incluyen dos métodos más además del anterior, en estos una vez observada la respuesta de desorientación inicial y desorientación total los organismos se devolvían a su temperatura de aclimatación abruptamente o eran movidos a la velocidad de 1 °C / min a través de un gradiente horizontal hasta alcanzar la temperatura de aclimatación. En este organismo se encontró que el punto final de la T.C.M. es la pérdida completa del equilibrio y además se observó que se altera significativamente la temperatura preferida y esto concuerda con lo que se observó en *M. tenellum* cuando fueron expuestos al gradiente térmico.

El comportamiento de los organismos acuáticos sometidos al estrés térmico ascendente constituye una manera de evaluar sus respuestas fisiológicas. En *M. tenellum* las respuestas se iniciaron con el aumento de actividad seguido por la desorientación inicial y la desorientación total la cual constituyó la T.C.M. De esta manera en los resultados obtenidos se observó una mayor diferencia entre las temperaturas de respuesta y las temperaturas de aclimatación de 22 y 25 °C y esta diferencia disminuye al aumentar la de aclimatación, lo cual indicó el menor grado de resistencia de los organismos. Esta relación también se ha observado en *Palaemonetes kadiakensis* (Nelson y Hooper, 1982), *Macrobrachium rosenbergii* (Garrido, 1990), *Procambarus clarkii* (Díaz *et al.* 1994) y en el isópodo *Asellus aquaticus* (Lagerspetz y Bowler, 1993).

Se ha demostrado que las temperaturas de aclimatación ejercen en los organismos acuáticos una marcada influencia sobre cada una de las respuestas de comportamiento cuando los animales son sometidos al estrés térmico ascendente (Hutchison, 1961; Jobling, 1981). En el langostino *M. tenellum* también se encontró un efecto de la temperatura de aclimatación sobre la temperatura de respuesta al estrés térmico ascendente que indicó el

grado de resistencia de los organismos, lo cual concuerda con lo reportado en las postlarvas y los juveniles de *Penaeus aztecus* (Zein-Eldin y Griffith, 1969, Wiesepape *et al.*, 1972), y *P. brasiliensis* (Criales y Chung, 1980).

La temperatura crítica máxima (desorientación total) para *M. tenellum* aclimatados a 22 y 25 ± 0.5 °C fue de 37 y 39 °C y de 40 y 43 °C para los animales aclimatados a 28 y 32 ± 0.5 °C. Farmanfarmaian y Moore (1978) reportaron para *M. rosenbergii* una T.C.M. de 34 a 38 °C en organismos mantenidos a 20 y 25 °C y de 39.2 a 40.6 °C para los aclimatados de 25 a 35 °C. En la misma especie Garrido (1990), reportó valores de 36.5 y 38.5 °C para los animales aclimatados a 20, 23 y 25 ± 1 °C; de 39 a 42 °C para aclimataciones de 27, 30 y 33 ± 1 °C; en *Orconectes rusticus* fue de 38.5 a 41.5 °C para aclimatados de 25 a 35 °C. Es probable que como estos autores utilizaron temperaturas de aclimatación similares, los resultados también están enmarcados dentro del intervalo de temperatura crítica máxima de este trabajo y más aún la tendencia al incremento en la T.C.M. conforme la temperatura de aclimatación es similar.

Se ha considerado que la temperatura crítica máxima es una medida de resistencia térmica localizada en el límite superior de la zona de resistencia, porque los organismos no sobreviven a altas temperaturas (Reynolds y Casterlin, 1979) y constituye la zona letal. Además puede ser utilizada para visualizar la resistencia de los organismos expuestos a desechos industriales, pesticidas, enfermedades, saturación de gases, valores extremos de pH u otros estresores subletales (Becker y Genoway, 1979). Estos mismos autores recomiendan que, debido a que la tasa de penetración del calor es más lenta en los organismos grandes con respecto a los pequeños y al haber diferencias dentro de las especies, es necesario estandarizar el tamaño para comparar exactamente la resistencia relativa térmica entre especies.

La mayor parte de los estudios sobre la temperatura crítica máxima se han hecho en vertebrados (Hutchison y Maness, 1979; Layne y Claussen, 1982, Manis y Claussen, 1986) y muy pocos en invertebrados (Uno *et al.* 1975; Nelson y Hooper, 1982; Layne *et al.* 1987; Díaz *et al.* 1994), por lo cual, es necesario fomentar este tipo de investigaciones en crustáceos de importancia comercial para conocer la zona de resistencia térmica la cual se considera como un indicador de estrés. Asimismo, se debe tomar en cuenta, que el criterio para identificar el punto de la T.C.M. es específico y probablemente a nivel taxonómico los organismos exhiban diferentes respuestas al estrés térmico agudo y por lo tanto pueden requerirse diversos criterios para cada taxa (Becker y Genoway, 1979).

Cabe mencionar que los estudios de resistencia térmica han revelado que las respuestas difieren en cada población de acuerdo a su adaptación a las diferentes condiciones de temperatura, época del año e inclusive sexo, lo cual sugiere que existe una variabilidad genética entre las poblaciones expuestas a diferentes presiones de selección térmica (Holland *et al.*, 1974). En los organismos marinos y dulceacuícolas un incremento de la temperatura ocasiona un aumento de los requerimientos tróficos, del gasto metabólico, de la velocidad de desarrollo y modifica los procesos reproductivos. Las respuestas fisiológicas a las variaciones de la temperatura se clasifican en tres categorías; **a)** respuestas inmediatas (shock térmico) que provocan la inducción de ARN mensajero (ácido ribonucleico 'copia complementaria del AND que se forma durante la transcripción y que codifica una proteína durante la traducción') específicos que determinan la síntesis de proteínas; **b)** respuestas progresivas (aclimatación) y **c)** respuestas genéticas que permiten distinguir los genotipos mejor adaptados a las nuevas condiciones de temperatura que conducen a una modificación de la estructura genética de las poblaciones (Newell, 1979; Kerambrum, 1988). Actualmente los estudios con técnicas electroforéticas han revelado el polimorfismo bioquímico que demuestran una distribución geográfica y clinal de la frecuencia alozímica dependiente de la

temperatura. Debido a esto, es necesario que los estudios del comportamiento termoregulador se correlacionen con investigaciones genéticas e inclusive bioquímicas para comprender los mecanismos que actúan en este tipo de respuestas y conocer cuando la actividad de cierta clase de isoenzimas (formas moleculares alternativas de una enzima) cesa dentro del intervalo térmico de la especie.

VI.4 Polígono de las respuestas a la temperatura de *M. tenellum*.

Para establecer la zona de tolerancia y resistencia del langostino *M. tenellum*, se conoció la temperatura preferida y de evitación inferior y superior, la temperatura crítica máxima y la temperatura letal incipiente superior, con el objeto de construir el polígono de tolerancia térmica descrito por Fry (1947) y Brett (1956). Dentro del polígono las temperaturas evitadas se encuentran en el intervalo de temperaturas no letales, conocida como la zona de preferencia térmica y en el preferendum final éstas se distribuyen asimétricamente y cercanas a la zona superior e inferior de letalidad.

La construcción del polígono sirve para interpretar y medir cuantitativamente la euritermalidad (organismos capaces de soportar amplios extremos de temperatura) que describe la tolerancia a la temperatura, con base en las respuestas de comportamiento, además da a conocer los efectos subletales de la temperatura sobre los organismos acuáticos y la influencia de esta en el desarrollo de los individuos. Asimismo, propone una perspectiva ecológica predictiva de las consecuencias ante los cambios térmicos de los sistemas acuáticos ocasionados por fenómenos naturales o antropogénicos producidos por las descargas industriales, centrales termoeléctricas y plantas nucleares (Giattina y Garton, 1982).

En el polígono de respuestas a la temperatura construido para *Macrobrachium tenellum* se observa que el preferendum final de la especie fue de 28 °C, el cual corresponde al óptimo térmico donde debiera cultivarse, sin embargo, esta acepción sólo es válida cuando los organismos se cultivan en sistemas cerrados y a temperatura constante ó en sitios que presenten el intervalo térmico de 27 a 30.6 °C la mayor parte del año. Las temperaturas de evitación superior e inferior límitan la zona de preferencia térmica de *M. tenellum*, en la cual los procesos fisiológicos de los langostinos deberán funcionar con la máxima eficiencia debido a que están libres de estrés. En condiciones naturales o de cultivo, más alla de las temperaturas de evitación el comportamiento de los organismos se modifica de tal manera, que buscan refugios térmicos donde se pueden producir problemas de agregación y por ende competencia intraespecífica por espacio y alimento.

La importancia de conocer la zona de preferencia térmica de la especie radica en que si se produce un cambio en la temperatura se puede alcanzar la letal incipiente superior, que de no retornar a la normalidad el 50% de la población sobreviviría y además si la exposición se prolonga ocasionará un efecto subletal de tal manera que se entraría a la zona de resistencia de la especie donde la temperatura crítica máxima conduce a la muerte de los organismos.

VII CONCLUSIONES

La variación diaria y estacional de los factores ambientales determinan la distribución y abundancia de una especie en el hábitat. La temperatura considerada como el factor más importante en la vida de un organismo, puede alterar sus procesos fisiológicos y de comportamiento de tal forma que responden mediante un cambio compensatorio. Esta investigación dió a conocer que:

- Al aplicar los métodos gravitacional y agudo, el preferendum final resultante fue de 28 °C, el cual corresponde al óptimo térmico de *M. tenellum.*
- Las temperaturas seleccionadas por el langostino durante un ciclo de 24 horas tuvieron un intervalo preferencial de 27 a 30.6 °C.
- La temperatura preferida fue más alta en los organismos aclimatados a bajas temperaturas y viceversa.
- El intervalo preferencial de temperaturas seleccionadas por el langostino puede ser utilizada como un criterio para localizar zonas adecuadas para el cultivo de esta especie.
- El intervalo de temperaturas evitadas inferior y superior por *M. tenellum* fue mayor a bajas temperaturas de aclimatación (22 y 25 °C) y disminuye cuando la temperatura de aclimatación se incrementa.
- El límite de la zona de resistencia del langostino representado por la temperatura letal incipiente superior fue de 35.4 a 38.4 °C para las temperaturas de aclimatación de 22 a 32 °C.
- Los valores de la temperatura letal incipiente superior corresponden al umbral en el cual la sobrevivencia de los langostinos disminuye.

- La temperatura de respuesta al estrés térmico ascendente, fue mayor a altas temperaturas de aclimatación (28 y 32 °C) e indicó un menor grado de resistencia de los organismos.
- La respuesta de desorientación total corresponde a la temperatura crítica máxima (T.C.M.) cuando la actividad motora de los organismos se desorganiza.
- Con la construcción del polígono térmico se pudo integrar la zona de tolerancia y resistencia del langostino, así como el grado de euritermalidad y los efectos subletales basados en las respuestas de comportamiento a la temperatura.
- Con el polígono de respuestas a la temperatura es posible predecir, las consecuencias de los cambios térmicos que pueden experimentar los langostinos.

LITERATURA CITADA

Badenhuizen, T. R. 1967. Temperatures selected by *Tilapia mossambica* (Peters) in a test tank with a horizontal temperature gradient. Hydrobiologia. 30 : 541 - 554.

Becker, D.C. and G.R. Genoway. 1979. Evaluation of the critical thermal maximum for determining thermal tolerance of freshwater fish. Env. Biol. Fish. 4 (3): 245 - 256.

Beitinger, L.T. 1975. Diel activity rhythms and thermoregulatory behavior of bluegill in responses to unnatural photoperiods. Biol. Bull. 149 : 96 - 108.

Brett, J.R. 1944. Some lethal temperature relations of Algonquin Park Fishes. Univ.Toronto studies, Biol. Ser. 52, Ontario Fish Res, Lab. Publ. 63: 1 - 49.

Brett, J.R. 1956. Some principles in the thermal requirements of fishes. Quart. Rev. Biol. 31: 75 - 87.

Bückle, R. L. F., H. F. Díaz, S. F. Correa, S. B. Baron y R. M. Hernández. 1994. Diel thermoregulation of the crawfish *Procamabarus clarkii* (Crustacea, Cambaridae). J. Therm. Biol. 19 (6).

Cabrera, J.M., M.A. Guzmán and K. Kensler. 1977. *Macrobrachium* fishery and Market in Mexico. En Hanson, J.A. and H.L. Goodwin (Edit). Shrimp and prawn farming in the western hemisphere. Dowden Hutchison & Ross Inc. Penn. U.S.A. 437p.

Cabrera, J.M., C. Chávez, S.C. y P.C. Martínez. 1979. Fecundidad y cultivo de *Macrobrachium tenellum* (Smith) en el laboratorio. An. Inst. Biol. Univ. Nal. Auton. de México. Serie Zoología. 50(1) : 127 - 152.

Casterlin, M.E. y W.W. Reynolds. 1979. Behavioral thermoregulation in the grass shrimp *Palaemonetes vulgaris* (SAY). Rev. Can. Biol. 38 (1) : 45 - 46.

Coutant, C.C. 1970. Biological aspects to thermal pollution I. Entrainment and discharge canal effects. C.R.C. Crit. Rev. Environ. Control 1 : 341 - 381.

Coutant, C.C. 1977. Compilation of temperature preference data. J. Fish. Res. Board. Can. 34. 739 - 741.

Coutant, C. C. 1980. Environmental quality for striped bass. En. G.H. Clepper (ed.) Marine recreational fisheries. Sport. Fishing Institute, Washington, DC. 179 - 187.

Cowles, R. B. and C. M. Bogert. 1944. A preliminary study of the thermal requirements of desert reptiles. Bull. Am. Mus. Nat. Hist. 83: 265 - 296.

Cox, D.K. 1974. Effects of three heating rates on the critical thermal maximum of bluegill. En: Thermal Ecology, J.W. Gibbons and R.R. Sharitz (Eds.) AEC Symp. Ser. (Conf-430505) Augusta, Gal., 158-163.

Crawshaw, L.I. 1974. Temperature selection and activity in the crayfish *Orconectes immunis*. J. Comp. Physiol. 95: 315 - 322.

Crawshaw, L. I. 1977. Physiological and behavioral reactions of fishes to temperature change. J. Fish. Res. Board. Can. 34 : 730 - 734.

Crawshaw, L.I. 1983. Effects of thermal acclimation and starvation on temperature of selection and activity in the crawfish, *Orconectes immunis*. Comp. Biochem. Physiol. 74 A: 475 - 477.

Criales, M.M. y K.S. Chung. 1980. Tolerancia térmica en postlarvas y juveniles del camarón rosado *Penaeus brasiliensis*. Informes Museo del Mar. INVER. Santa Marta, Colombia. 27: 1 - 15.

Cherry, D.S., K.L. Dickson y J. Cairns Jr. 1975. Temperature selected and avoided by fish at various acclimation temperatures. J. Fish. Res. Board Can. 32: 485 - 491.

Cherry, D.S., K.L. Dickson, J. Cairns Jr. y J.R. Stauffer. 1977. Preferred, avoided, and lethal temperatures of fish during rising temperature conditions. J. Fish. Res. Board Can. 34: 239 - 246.

Chung, K.S. 1977. Heat resistence of crustaceans and fishes taken from the intake canal of an estuarine power plant and their predicted survival in the discharge canal. Ph. D. Thesis, Texas A & M Univ., College Station, Texas, 443 p.

Díaz ,H. F. 1989. Estudio ecofisiológico del langostino gigante *Macrobrachium rosenbergii*. Tesis Doctoral. UNAM. México. 105 p.

Díaz,H. F., P. M. Gutiérrez, A. M. Garrido. 1993. Temperatura preferida y óptima para el crecimiento de postlarvas y juveniles de *Macrobrachium rosenbergii* (Crustácea: Palaemonidae). Rev. Biol. Trop. 41(1) : 153 - 155.

Díaz, H. F. y L.F.R. Bückle. 1993. Thermoregulatory Behaviour of *Macrobrachium rosenbergii* (Crustacea : Palaemonidae). Tropical Ecology 34 (2): 199 - 203.

Díaz, H. F., S.S. A. Espina and L. F. R. Bückle. Thermal stress responses of *Procambarus clarkii*: (sometido).

Espina, A. S. S., F.H. Díaz y L.F.R. Bückle. 1993. Preferred and avoided temperatures in the crawfish *Procambarus clarkii*. Decapoda, Cambaridae. J. therm. Biol. Vol. 19 (1) : 1 - 5.

Farmanfarmaian, A. y R Moore. 1978. Diseasonal thermal aquaculture 1. Effects of temperature and dissolved oxygen on survival and growth of *Macrobrachium rosenbergii*. Proc. Ann. Meet. Wordl. Mar. Soc. 9 : 55 - 56.

Fast, A. W. y W.T. Momot. 1973. The effects of artificial aeration on the depth distribution of the crayfish *Orconectes virilis* (Hagen) in two Michigan lakes. Am. Midl. Nat. 89 pp.

Fraenkel, G.S. y D.L. Gunn. 1961. The orientation of animals kieneses taxes and compass reactions. Dover. New York. 259 pp.

Friedlander, M.J., N. Kotchabhakdi y C.L. Prosser. 1976. Effects of cold and heat on behavior and cerebellar function in goldfish. J. Comp. Physiol. 112: 19 - 45.

Fry, F. E. J., J. S. Hart y N.F. Walker. 1946. Lethal temperature relations for a sample of young speckled trout, *Salvelinus fontinalis*. Univ. Toronto Studies, Biol. Ser. 54, Ontario Fish. Res. Lab. Publ. 66: 9 - 35.

Fry, F.E.J. 1947. Effects of the environment on animal activity. Univ. Toronto Studies, Biol. Ser. 55, Ontario Fish. Res. Lab. Publ. 68 : 1 - 62.

Fry, F.E.J. 1964. Animals in aquatic environments: Fishes. En. Dill, B. D., E.F. Adolph y G. C. Wilber (eds), Handbook of physiology, pp. 715 - 728. Amer. Physiol. Soc., Washington, D.C.

Garrido, M. A. 1990. Relación entre las temperaturas de aclimatación y la tolerancia térmica de postlarvas y juveniles del langostino malayo *Macrobrachium rosenbergii* (Crustácea:Palaemonidae). Tesis de Maestria. UNAM. 56 p.

Giattina, J.D. y R.R. Garton. 1982. Graphical model of thermoregulatory behavior by fishes with a new measure of eurythermality. Can. J. Fish. Aquatic. Sci. 39 : 524 - 528.

Gibson, C.I., T.D. Thatcher y C.W. Apts. 1976. Some effects of temperature, chlorine and copper on the survival and growth of the coon stripe shrimp. En: Thermal Ecology II, G.W. Esch and R.W. McFarlane (eds). ERDA Symp. Ser. 40 (CONF - 750425) Augusta, Gal., 88 - 92.

Gift, J.J. 1977. Application of temperature preference studies to environmental impact assessment. J. Fish. Res. Board. Can. 34 : 746 - 749.

Guzmán, A.M. 1987. Biología, ecología y pesca del langostino *Macrobrachium tenellum* (Smith 1871), en lagunas costeras del Estado de Guerrero, México. Tesis Doctoral. UNAM. México. 213 p.

Hall, L.W. Jr., D.A. Cincotta, J.R. Stauffer Jr. y C.H. Hocutt. 1978 Temperature preference of the crayfish *Orconectes obscurus*. Arch. Environ. Contam. Toxicol. 7 : 379 - 383.

Hassan, K.C. y S.P. Spotila. 1976. The effect of acclimation on the temperature tolerance of young muskellunge fry. En: Thermal Ecology II, G. W. Esch and R.W. McFarlane (eds). ERDA Symp. Ser. 40 (CONF - 750425) Augusta, Gal., 136 - 140.

Hickman, G.D. y M.R. Dewey. 1973. Notes on the upper lethal temperature of the duskystripe shiner, *Notropis pilsbryi*, and the bluegill *Lepomis macrochirus*. Trans. Amer. Fish. Soc. No. 4 : 838 - 840.

Hoar, W.S. 1966. General and comparative physiology. Prentice - Hall. USA. 815 p.

Holland, W.E., H. Smith, J.W. Gibbons y D.H. Brown. 1974. Thermal tolerances of fish from a reservoir receiving effluent from a nuclear reactor. Physiol. Zool. 47: 110 - 118.

Hutchison, V.H. 1961. Critical thermal maxima in salamanders. Physiol. Zool. 34 : 92 - 125.

Hutchison, V. H. y J. D. Mannes. 1979. The role of behavior in temperature acclimation and tolerance in ectotherms. Am. Zool. 19 : 367 - 384.

Jobling, M. 1981 Temperature tolerance and the final preferendum -rapid methods for the assessment of optimum growth temperatures. J. Fish. Biol. 19: 439 - 455.

Kellog, R. L. y J. J. Gift. 1983. Relationship beetwen optimum temperatures for growth and prefered temperatures for the young of four fish species. Trans. Am. Fish. Soc. 112: 424-430.

Kerambrun, P. 1988. Adaptation a la temperature: Aspects physiologiques et genetiques. Océanis, Vol. 14 (5) : 565 - 578.

Kilgour, M. D., R.W. McCauley y W. Kwain. 1985. Modeling the lethal effects of high temperature on fish. Can. J. Fish. Aquat. Sci. Vol. 42. 947 - 951.

Kinne, O. 1967. Physiology of estuarine organisms with special reference to salinity and temperature: General aspects. En: Lauff. G. H. Estuaries. American Association for the advances of Science. Washington Public. No. 83. 525 - 540.

Kivivouri, L. 1983. Temperature of acclimation of walking in the crayfish *Astacus astacus*. Comp. Biochem. Physiol. 75 A: 515 - 513.

Lagerspetz, K.Y.H. y K. Bowler. 1993. Variation in heat tolerance in individual *Asellus aquaticus* during thermal acclimation. J. therm. Biol. Vol. 18 (3) : 137 -143.

Layne, .J. Jr., L.D. Claussen y M.L. Manis. 1987. Effects of acclimation temperature, season, and time of day on the critical thermal maxima and minima of the crayfish *Orconectes rusticus*. J. therm. Biol. Vol. 12 (3) : 183 - 187.

Lee, M.R. y J.N. Rinne. 1981. Measuring thermal limits of fish. Trans. Am. Fish. Soc. 110 : 662-664.

Loring, M.W. y L.G. Hill. 1976. Temperature selection and shelter utilization of crayfish, *Orconectes causegi*. S. West. Nat. 21 : 219 - 226.

Lowe, C. H. y W. G. Heath. 1969. Behavioral and physiological responses to temperature in the despert pupfish (*Cyprinodon macularis*). Physiol. Zool. 42: 53 - 59.

Lowe, C.H. y V.J. Vance. 1955. Aclimation of the critical thermal maximum of the reptile *Urosaurus ornatus*. Science. 122 : 73 - 74.

Mahoney, J.J. y V.H. Hutchison. 1969. Photoperiod acclimation and 24-hour variations in the critical thermal maxima of a tropical and a temperate frog. Oecologia 2: 143-161.

Manguson, J.J., L.B. Crowder y P.A. Medvick. 1979. Temperature as an ecological resource. Am. Zool. 19 : 331 - 343.

Manis, N.L. y D.L. Claussen. 1986. Environmental and genetic influences on the thermal physiology of *Rana sylvatica*. J. therm. Biol. 11 : 31 - 36.

Martínez, P.C., C. Chavez y G. Palomo. 1980. Avances sobre el semicultivo del langostino *Macrobrachium tenellum* (Smith). Memorias del Segundo Simposio Latinoamericano de Acuicultura, Departamento de Pesca, México. 643 - 662.

Mathur, D., R. M. Schutsky y E. Purdy. 1982. Temperature preference and avoidance responses of the crayfish *Orconectes obscurus* and associated statical problems. Can. J. Fish. Aquatic. Sci. 39 : 548 - 553.

McCauley, R.W. y L.A.A. Read. 1973. Temperature selection by juvenile and adult yellow perch (*Perca flavescens*) acclimated to 24 C. J. Fish. Res. Board. Can. 30: 1253-1255.

McCauley, R.W. y N.W. Huggins. 1979. Ontogenetic and non-thermal seasonal effects on thermal preferenda of fish. Am. Zool. 19 : 267 - 271.

McCauley, R.W. y J.M. Casselman. 1981. The final preferendum as an index for optimum growth in fish. Proc. Wordl. Simp. Aquaculture. Heated. Effluents. Recirculations. Syst. Vol. 11 : 81 - 93.

McLeese, D.W. 1956. Effects of temperature, salinity and oxygen on the survival of the American Lobster. J. Fish. Res. Board. Can. 13 : 247 - 272.

Miranda, F., S.C. Reyes, I.G.J. Espinoza y J.L. García. 1991. Climatología de la región noroeste de México (Baja California , Baja California Sur, Sonora y Sinaloa). Parte II. Temperatura: Series de tiempo del valor mensual y estadísticas del año climatológico. Reporte técnico. C.I.C.E.S.E. Publicación : E34 No. 8. 179 p.

Nelson, D.H. y D.K. Hooper. 1982. Thermal tolerance and preference of the freshwater shrimp *Palaemonetes kadiakensis*. J. therm. Biol. 7: 183 -187.

Newell, R.C. 1979. Biology of intertidal animal. Faversham: Marine Ecological Surveys Ltd.

Prosser, C.L. y D.O. Nelson. 1981. The role of nervous systems in temperature adaptation of poikilotherms. Ann. Rev. Physiol. 43: 281-300.

Reynolds, W. W. 1977. Physiological and behavioral reactions of fishes to temperature change. J. Fish. Res. Board. Can. 34 : 734 - 739.

Reynolds, W.W., M.E. Casterlin y J.B. Covert. 1978. Febrile responses of bluegill (*Lepomis macrochirus*) to bacterial pirogens. J. therm Biol. 3 : 129 - 130.

Reynolds, W.W. y M.E. Casterlin. 1979. Behavioral thermoregulation and the "Final Preferendum" paradigma. Amer. Zool. 19 : 211 - 224.

Reynolds, W.W. y M.E. Casterlin. 1979a. Behavioral thermoregulation and activity in *Homarus americanus*. Comp. Biochem. Physiol. 64a : 25 - 28.

Reynolds, W.W. y M.E. Casterlin. 1979b. Thermoregulatory behavior of brown trout, *Salmo trutta*. Hydrobiologia. 62 : 79 - 80.

Reynolds, W.W. y M.E. Casterlin. 1979c. Thermoregulatory behavior of the pink shrimp *Penaeus duorarum* Burkenroad. Hydrobiologia. 67 (2) : 179 - 182.

Reynolds, W.W. y M.E. Casterlin. 1979d. Behavioral thermoregulation in the spiny lobster *Panulirus argus* (Latreille). Hydrobiologia. 66 (2) : 141 - 143.

Reynolds, W.W. 1978. The final thermal preferendum of fishes : Shuttling behavior and acclimation overshoot. Hydrobiologia. 57 : 123 - 124.

Reynolds, W. W. 1979. Perspective and introduction to the symposium: Thermoregulation in ectotherms. Am. Zool. 19 : 193 - 194.

Richards, F.P., W.W. Reynolds, R.W. McCauley, L.I. Crawshaw, C.C. Coutant y J.J. Gift. 1977. Temperature preference studies in environmental impact assessments: An overview with procedural recommendations. J. Fish. Res. Board. Can. 34 : 728 - 761.

Spoor, W.A. 1955. Loss and gain of heat tolerance by the crayfish. Biol. Bull. 108: 77 - 87.

Taylor, R. C. 1984. Thermal preference and temporal distribution in three crayfish species. Comp. Biochem. Physiol. Vol. 77A (3) : 513 - 517.

Taylor, R. C. 1990. Crayfish (*Procambarus spiculifer*) growth rate and final thermal preferendum. J. therm. Biol. Vol. 15 (1) : 79 - 81.

Todd, M.E. y P.A. Dehnel. 1960. The influence of temperature and salinity on heat tolerance in two grapsoid crabs, *Hemigrapsus nudus* and *Hemigrapsus oregonensis*. Biol. Bull. 118 : 150 - 172.

Tuckey, J.W. 1977. Exploratory data analysis. Addison - Wesley. Pub. Co. Massachusetts. 688 p.

Uno, Y., A.B. Bejie y Y. Igarashi. 1975. Effects of temperature on the activity of *Macrobrachium rosenbergii*. La mer 13 (3) : 150 - 154.

Vernberg W. B. y F.J. Vernberg. 1972. Environmental physiology of marine animals. Springer - Verlag. New York. 346 p.

Villalobos, A.F., M.A. Zazara, J. Correa, J.L. Espinoza y M.L. Nieto. 1982. Evaluación de la disponibilidad de postlarvas de *Macrobrachium tenellum* (Smith), determinación de sus posibilidades de semicultivo en las microregiones PIDER, Costa Grande y Atoyac del Edo. de Guerrero. Inf. Final. Deleg. Estat. de PESCA. Edo. Guerrero. PIDER. 122 p.

Warburg, M.R. y E. Shuchman. 1984. Thermal response of the hermit crab, *Clibanarius erythropus* (Latreille) (Decapoda, Anomura). Crustaceana. 46 (1): 69 - 75.

White, R.L. 1983. Effects of acute temperature change and aclimation temperature on neuromuscular function and lethality in crayfish. Physiol. Zool. 56 : 174 - 194.

Wiesepape, L.M., D.V. Aldrich y K. Strawn. 1972. Effects of temperature and salinity on thermal death in postlarval brown shrimp, *Penaeus aztecus*. Physiol. Zool. 45(1): 22-33.

Williams, J.A., R.S. Pullin, E. Naylor, G. Smith y B.G. Williams. 1979. The role of Hanströms organ in clock control in *Carcinus maenas*. In cyclic phenomena in marine plants and animals (edited by Naylor E. and Hartnoll R.G.J. 459 - 466. Pergamon Press, New york.

Winkler, P. 1979. Thermal preference of *Gambusia affinis affinis* as determined under field and laboratory conditions. Copeia. 60 - 64.

Zar, J.H. 1984. Biostatistical analysis. 2°. Prentice-Hall. Inc. New Jersey. 718 p.

Zein-Eldin, Z. y G. Griffith. 1969. An appraisal of the effects of salinity and temperature on growth and survival of postlarval penaeids. F.A.O. Fish. Rep. 3 (57): 1015 - 1026.